

URSPRUNGSGEBIETE EFFERENTER OLFAKTORISCHER
FASERN BEIM ZWERGWEIS, ICTALURUS NEBULOSUS

Yuan - feen Tsai

Diss. München
1984



URSPRUNGSGEBIETE EFFERENTER OLFAKTORISCHER
FASERN BEIM ZWERGWEIS, ICTALURUS NEBULOSUS

Dissertation der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von

Yuan-feen Tsai

aus Fuzhou

München 1983

1. Berichterstatter: Prof. Dr. P. Bruckmoser

2. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Neuweiler

Tag der mündlichen Prüfung: 10. 2. 1984

Für meine Eltern, die mich ermutigt haben

DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. P. Bruckmoser danke ich für die freundliche Unterstützung, die er mir bei der Fertigstellung dieser Arbeit in jeder nur denkbaren Weise zukommen ließ, insbesondere aber für seine Anregungen und seine stete Diskussionsbereitschaft.

Frau Dr. R. Wieser bin ich für wertvolle Ratschläge und Herrn Dr. K. Schönitzer für hilfreiche Diskussionen über die HRP-Technik und für die kritische Durchsicht des Manuskripts besonders verbunden. Herrn E. Georgakarakos danke ich recht herzlich für die Einweisung in die Benützung des Computers und für die Anfertigung des Peltier-Elements sowie viele anregende Diskussionen. Mein besonderer Dank gilt Frl. U. Engler und Frau T. Lago-Schaaf für die kritische Durchsicht des Manuskripts und viele wichtige Anregungen.

Frau H. Tscharnkte bin ich für die Einführung in die EM-Technik sowie in die Mikrofotographie, Frau A. Kerin für die Mithilfe bei histologischen Arbeiten sowie bei Zeichen- und Fotoarbeiten und der Werkstatt des Zoologischen Instituts für jede freundliche Unterstützung sehr verbunden.

Mein herzlicher Dank gilt insbesondere Herrn C. Seyschab für die freundliche Hilfe bei der Durchführung dieser Arbeit, vor allem für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Meiner Frau, Sheue-ling Tsai, bin ich für die Hilfe bei Schreibaarbeiten und ihre geduldige Unterstützung sehr dankbar.

Der Steyler Mission bin ich für die Gewährung eines Stipendiums (1975-1978) zu Dank verpflichtet.



INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	1
2. Material und Methode	4
2.1. Versuchstiere und Präparation	4
2.2. Markierung mit Meerrettichperoxidase (HRP)	5
a). Applikation	5
b). Perfusion	5
c). Einbettung und Schneiden	6
d). DAB-Methode nach Keefer (1978) und Keefer et al. (1976, 1980)	6
e). DAB-Kobalt-Methode nach Adams (1977)	7
f). TMB-Methode nach Mesulam (1978)	7
2.3. Semidün- und Ultradünnschnitte	8
3. Ergebnisse	9
3.1. Anatomie des Vorderhirns	9
a). Nomenklatur und äußere Morphologie des Telencephalon	9
b). Bulbus olfactorius	9
c). Tractus olfactorius	10
d). Atlas der Vorderhirnhemisphären	11
3.2. HRP-Experimente	15
3.2.1. Vergleich der Ergebnisse verschiedener HRP-Techniken	15

a).	Einfluß verschiedener Reagentien	15
b).	Einfluß der Applikationsweise der HRP	18
3.2.2.	Neuroanatomische Befunde nach HRP - Markierung in den Vorderhirnhemisphären und im OT	20
a).	Ursprungsgebiete zentrifugaler Fasern	20
b).	Terminalfelder afferenter OT-Fasern in der Hemisphäre	21
c).	Zellformen	21
d).	Projektionsbahnen der zentrifugalen Fasern	21
4.	Diskussion	25
4.1.	Anatomie des olfaktorischen Systems beim Wels im Vergleich mit anderen Knochenfischen	25
4.1.	Aufbau des OB bei Teleosteen	25
4.1.2.	Anzahl der OT-Unterbündel	26
4.1.3.	Kriterien für die Definition eines Kernes	27
4.1.4.	Neuroanatomischer Aufbau der Vorderhirnhemisphäre beim Zwergwels im Vergleich mit anderen Knochenfischen	29
4.2.	Methodisches	37
4.2.1.	Vergleich der verschiedenen HRP-Techniken bei Wirbeltieren	37
4.2.2.	HRP-Durchtrennungsmethode im Vergleich mit Degenerationsmethode und autoradiographischer Technik bei Fischen	41
4.2.3.	Beziehung zwischen Chromatolyse und retrogradem Transport in durchtrennten Axonen	43
4.3.	Neuroanatomische Ergebnisse der HRP-Experimente	44
4.3.1.	Ursprungsgebiete der zentrifugalen Fasern	44
4.3.2.	Zellformen	47
4.3.3.	Olfaktorische Bahnen zwischen OB und Vorderhirn-	52

hemisphäre. bei Knochenfischen

4.3.4.	Endigungsgebiete olfaktorischer Fasern in den Hemisphären verschiedener Knochenfische	54
4.3.5.	Die Bedeutung der Befunde für das Verständnis des olfaktorischen Systems der Fische	56
5.	Verzeichnis der Abkürzungen	59
6.	Zusammenfassung	60
7.	Abbildungen	63
8.	Literaturverzeichnis	94
	Lebenslauf	116

1. EINLEITUNG

Der Bulbus olfactorius (OB) der Wirbeltiere ist die erste zentralnervöse Station, in der die Signale der Riechzellen integrativ verarbeitet werden. Die innere Struktur des OB und seine elektrophysiologischen Charakteristika sind von den Rundmäulern bis zu den Säugern trotz der unterschiedlichen Organisation und Schichtung in erstaunlicher Weise ähnlich (Zusammenfassungen : Allison 1953; Andres 1970, 1975; Bruckmoser 1973). Die von der Riechschleimhaut primär an die Hauptdendriten der Mitral- bzw. Pinselzellen übertragene Information wird in komplizierter Weise durch die zentrifugalen Fasern von höheren Gehirnzentren oder vom kontralateralen OB moduliert. Bei höheren Wirbeltieren werden elektrophysiologische Untersuchungen der zentrifugalen Fasern zum OB seit circa 30 Jahren durchgeführt (Aguilar-Barturoni et al. 1976; Angeleri und Carreras 1956; Callens und Boisacq-Schepens 1963, 1964; Carreras und Angeleri 1956; Carreras et al. 1967; Daval und Leveteau 1974; Dennis und Kerr 1968; Hernández-Peón et al. 1960; Kerr 1960; Kerr und Hagbarth 1955; Mancia et al. 1962; Mori und Takagi 1978; Mori et al. 1977, 1979; Walsh 1959; Yamamoto und Iwama 1960a, 1960b, 1961). Ebenfalls bei höheren Wirbeltieren wurden die Ursprungsgebiete der zentrifugalen Fasern, die zum OB verlaufen, mit Meerrettichperoxidase (HRP) markiert (Broadwell 1974, 1975; Broadwell und Jacobwitz 1976; Davis et al. 1978; Dennis und Kerr 1976; DeOlmos et al. 1978; Haberley und Price 1977, Shafa und Meisami 1977).

Über die Verhältnisse bei Fischen ist sehr viel weniger bekannt. Histologische Hinweise für die Existenz zentrifugaler Fasern im olfaktorischen System gibt es seit langem (Bellonci 1882; Catois 1901; van Gehuchten 1893; Goldstein 1905; Holmgren 1920; Osborn 1887; Sheldon 1912). Elektrophysiologische Untersuchungen von Dö-

ving und Gemne (1965,1966) zeigten, daß die vier Unterbündel des Tractus olfactorius (OT) der Quappe zentrifugale Fasern enthalten, die myelinisiert sind und von den Hemisphären zum OB ziehen. Durch Korrelation zwischen Leitungsgeschwindigkeit und Faserdurchmesser lassen sich beim Zwergwels zwei Gruppen myelinisierter und eine Gruppe unmyelinisierter efferenter Fasern unterscheiden (R.Wieser 1979). Elektrische Reizung der efferenten Fasern des OT führt entweder zur Erregung oder zur Hemmung von Bulbusneuronen (Döving 1966; Hara 1967). Durch Tractusdurchtrennung werden sowohl die induced waves (Hara und Gorbman 1967; Oshima und Gorbman 1966; Satou 1971; G.Wieser 1982) als auch die afferent ausgelöste Spikeaktivität des OB (Hara und Gorbman 1967; G.Wieser 1982) moduliert. Zentrifugale Fasern beim Goldfisch wurden von Ichikawa (1976) und Ichikawa und Ueda (1979) mit experimenteller Methodik nachgewiesen. Elektronenmikroskopisch wurde gezeigt, daß diese hauptsächlich von der Vorderhirnhemisphäre her über den medialen und den lateralen OT zum OB verlaufen. Im Gegensatz zu den Befunden von Ichikawa und Ueda (1979) stehen die Ergebnisse von Oka (1980), der nach Injektion von Primulin in den OB des Goldfisches fand, daß die zentrifugalen Fasern ausschließlich aus zwei ipsilateralen Gebieten des Telencephalon stammen und nur durch den medialen Tractus olfactorius (MOT) zum OB verlaufen. Beim Getüpfelten Zwergwels, *Ictalurus punctatus*, liegen die Ursprungsgebiete der zentrifugalen Fasern sowohl in verschiedenen Kernen der ipsilateralen Vorderhirnhemisphäre als auch in der Mitralzellschicht des kontralateralen OB (Bass 1981c). Die Projektionswege sind jedoch nicht beschrieben.

In der vorliegenden Arbeit sollen mit kombinierter HRP-Markierung und Durchtrennung des OT Ursprungsgebiete und Verlauf der zum OB projizierenden zentrifugalen Fasern beim Zwergwels bestimmt werden. Hierfür mußten zunächst die Kerne des Vorderhirns in Form

eines Atlas zytoarchitektonisch beschrieben werden.

In teilweiser Übereinstimmung mit anderen Untersuchungen zeigen meine Befunde, daß die zentrifugalen Fasern nicht nur aus acht Gebieten der ipsilateralen Vorderhirnhemisphäre, sondern auch aus der Mitralzellschicht des kontralateralen OB entspringen. Sie verlaufen nur über das dickere Unterbündel des MOT. Mit einer modifizierten HRP-Technik konnten die Somata der zentrifugalen Neurone besonders deutlich in Golgi-ähnlicher Form gefärbt und ihre Verteilung und Form beschrieben werden.

2. MATERIAL und METHODE

2.1. Versuchstiere und Präparation

Die Versuche wurden an insgesamt 71 Zwergwelsen (*Ictalurus nebulosus*) durchgeführt, die aus Norditalien importiert waren. Für die vorliegende Arbeit wurden Fische mit einer Körperlänge von 19 bis 28 cm verwendet. Für die HRP-Untersuchungen wurden die Fische ungefähr eine Woche vor dem Experiment vom Freilandbecken ins Laboraquarium umgesetzt, da die Wassertemperatur dort konstanter (17 bis 20°C) ist. Das Versuchstier wurde für die Präparation zunächst 5 bis 10 Minuten in einer 0,2%igen MS 222-Lösung narkotisiert. Der obere Schädelknochen wurde mit einem Zahnarztbohrer eröffnet und OB, OT sowie die Vorderhirnhemisphäre freigelegt. Während der Operation wurde MS 222-Lösung durch Maul und Kiemen des Fisches geleitet. Das freigelegte Nervengewebe wurde mit Formol 1:4 in situ fixiert. Nach 15 bis 20 Minuten wurden der OB und die Vorderhirnhemisphären unter dem Binokular herauspräpariert, 12 Stunden in Formol 1:4 und dann ein bis zwei Tage in Formol 1:9 nachfixiert und nach Dehydrieren über Xylol in Paraplast eingebettet. Die verschiedenen Gehirnteile wurden lückenlos quer (drei Tiere), horizontal (ein Tier) oder sagittal (ein Tier) 10 µm dick geschnitten und nach Nissl bzw. Weil gefärbt.

Die Degeneration nach Durchtrennung des OT wurde an zwei Fischen untersucht. Der OT wurde einseitig circa 20 bzw. 22 mm vor der Vorderhirnhemisphäre durchschnitten, während der andere OT zur Kontrolle intakt belassen und die Schädelhöhle wieder verschlossen wurde. Nach 80 bzw. 90 Stunden Überlebenszeit wurden die Fische mit Formol fixiert und die Präparate wie oben weiterbehandelt. Die 10 µm dicken Querschnitte durch die Vorderhirnhemisphäre wurden mit 0,1%iger Kresylviolett-Lösung gefärbt.

2.2. Markierung mit Meerrettichperoxidase (HRP)

a). Applikation : Der OT wurde zwischen dem OB und der Vorderhirnhemisphäre einseitig mit einem Rasierklingensplitter durchtrennt. Daraufhin wurde ein mit HRP-Lösung (5 mg/100 µl) getränktes Filterpapier von 1 mm Durchmesser auf die Schnittstelle des OT gebracht. Während des ganzen Verfahrens wurde die Cerebrospinalflüssigkeit ständig abgesaugt, um Diffusion der HRP möglichst zu vermeiden. Das Filterpapier wurde nach einer Stunde entfernt.

Für die Untersuchung der Ursprungsorte und der Projektionsbahnen zentrifugaler Fasern, wurde bei einer weiteren Gruppe von Versuchstieren der ipsilaterale OT mit Ausnahme der für die Untersuchungen ausgewählten Unterbündel (GMOT, KMOT bzw. LOT, Abkürzungen s. S.59) vor der Einmündung in die Vorderhirnhemisphäre mit einer Uhrmacherpinzette vorsichtig zerquetscht, wobei eine Verletzung der Blutgefäße möglichst vermieden wurde. Der retrograde HRP-Transport wird auf diese Weise vollständig blockiert (Kristensson et al. 1971). Schließlich wurde die eröffnete Schädelhöhle mit einem Stück eines Filmstreifens und Gewebekleber Histoacryl-blau (Firma Braun Melsungen) wieder verschlossen. Die Überlebenszeit betrug 80 Stunden bis 18 Tage.

Bei Zwölf Fischen wurde HRP nach der Methode von Schönitzer und Holländer (1981) appliziert. Dabei wird mit einer Metallelektrode an deren Spitze HRP haftet, mehrmals in das OB-Nervengewebe eingestochen. Die Überlebenszeit betrug 146 Stunden bis 18 Tage.

b). Perfusion : Der Fisch wurde mit MS 222-Lösung (0,5 gm/l) betäubt und die Brusthöhle eröffnet. Mit einem feinen Faden wurde eine Schlinge um den Conus arteriosus gelegt und in den Ventrikel eine kleine Öffnung geschnitten, durch die eine Polyäthylenkanüle eingeführt wurde. Darauf wurde die Schlinge von

außen zugezogen und der hintere Teil des Ventrikels durchschnitten. An die Kanüle waren über einen T-Adaptor zwei 50ml-Spritzen angeschlossen, die eine mit Fischringer (Forster und Taggart 1950), die andere mit der Fixierungslösung (2%iger Glutaraldehyd in 0,1 M Phosphat-Puffer, pH 7,2). Beim Durchspülen wurde der vollständige Ersatz des Blutes durch Ringerlösung an der Kiemenfarbe festgestellt und dann die Fixierungslösung injiziert. Die Geschwindigkeit der Durchspülung betrug circa 3 ml/min. OB, OT und die Vorderhirnhemisphären wurden herauspräpariert, unter 4 °C in derselben Fixierungslösung 12 bis 14 Stunden nachfixiert und schließlich in 30%igem Saccharose-Phosphat-Puffer (pH 7,2) 24 Stunden gespült.

c). Einbettung und Schneiden : OB und OT des Zwergwelses sind wegen ihrer geringen Größe schwer zu handhaben (mittlere Durchmesser : OB circa 2 mm, OT circa 0,5 mm). Die Gehirnteile wurden zunächst mit Zellstoff getrocknet, dann mit Insektennadeln in winzigen Pappschachteln orientiert und befestigt. Die Pappschachteln dürfen dabei wenig größer sein als das Nervengewebe. Zur Einbettung wurde ein Eigelb-Glutaraldehyd-Gemisch (10 ml Eigelb mit 350 µl 25%igem Glutaraldehyd) möglichst schnell in diese Papierformen eingegossen. Nach 5 bis 10 Minuten war die Mischung verfestigt und die Pappschachtel konnte abgelöst werden. Der Block wurde mit einem Peltier-Element gefroren und mit einem Schlittenmikrotom horizontal oder quer in 30 bis 60 µm dicke Schnitte zerlegt. Die Schnitte wurden mit dem Pinsel in Phosphat-Puffer (pH 7,2) eingebracht und mit einer der folgenden drei histochemischen Methoden weiterbehandelt.

d). DAB-Methode nach Keefer (1978) und Keefer et al. (1976,1980)

Die in Phosphat-Puffer (pH 7,2) aufgefangenen Schnitte wurden zuerst in Tris-Puffer (0,1 M, pH 7,6) 5 Minuten lang gespült, dann

1 Stunde im Dunkeln unter 4°C im Medium (100 ml Tris-Puffer 0,1 M, pH 7,6 mit 100 mg DAB und 20 µl 30%iges H_2O_2) inkubiert. Anschließend wurden die Schnitte dreimal je 5 Minuten in Tris-Puffer gewaschen, mit Chromalaun-Gelatine auf den Objektträger aufgezogen und bei Raumtemperatur mindestens 2 Stunden lang luftgetrocknet. Die Schnitte wurden schließlich in 100%igem Äthanol dehydriert zweimal je 10 Sekunden, in Xylol zweimal je 2 bis 3 Minuten aufgehellt und mit Eukitt eingedeckt.

e). DAB-Kobalt-Methode nach Adams (1977) : Die in Phosphat-Puffer (0,1 M, pH 7,2) aufgefangenen Schnitte wurden zunächst 5 Minuten lang in Tris-Puffer (0,1 M, pH 7,6) gewaschen, verblieben dann 15 Minuten in 0,5%igen $CoCl_2$ -Tris-Puffer (0,1 M, pH 7,6), und wurden dann je 5 Minuten noch einmal in Tris-Puffer (0,1 M, pH 7,6) und zweimal in Phosphat-Puffer (0,1 M, pH 7,2) gespült. Schließlich wurden sie 20 Minuten in dem nach Graham und Karnovsky (1966) modifizierten Inkubationsmedium (100 mg DAB in 100 ml Phosphat-Puffer, 0,1 M, pH 7,2 gelöst und filtriert) im Dunkeln bei Raumtemperatur vorinkubiert. Zur Hauptinkubation wurde zu je 100 ml Inkubationsmedium 20 µl 30%iges H_2O_2 beigefügt. Die 40 minütige Hauptinkubation verlief unter denselben Bedingungen wie die Vorinkubation. Danach wurden die Schnitte dreimal je 5 Minuten in destilliertem Wasser gewaschen.

f). TMB-Methode nach Mesulam (1978) : Die in Phosphat-Puffer (0,1 M, pH 7,2) aufgefangenen Schnitte wurden zuerst in Na-Acetat-Puffer (0,01 M, pH 3,3) je zweimal 5 Minuten lang gewaschen. Die Vor- und Hauptinkubationsvorgänge erfolgten nach Mesulam (1978), aber zu je 100 ml Inkubationsmedium wurde nur 1 ml 0,3%iges H_2O_2 hinzugefügt. Nach der Inkubation wurden die Schnitte dreimal in Na-Acetat-Puffer (0,01 M, pH 3,3) gespült und mit Chromalaun-Gelatine aufgezogen. Die weiteren histologischen

Prozesse waren dieselben wie bei der DAB-Methode. Vor der Entwässerung mit Äthanol wurde zur histologischen Identifizierung mit 0,1%iger Neutralrot-Lösung gegengefärbt.

2.3.Semidünn- und Ultradünnschnitte

Der Fisch wurde zunächst mit MS 222-Lösung (0,2 gm/l) narkotisiert, vom Conus arteriosus aus mit 20 ml Fischringer durchspült und anschließend mit 20 ml Fixierungslösung nach Karnovsky (1965) fixiert. Der OT wurde sofort herauspräpariert, in etwa 5 mm lange Stücke geschnitten und 2 Stunden bei 4°C nachfixiert. Der OT wurde dann für eine Stunde in Phosphat-Puffer (0,1 M, pH 7,2) von 4°C belassen und anschließend für 2 Stunden mit 1%igem Osmiumtetroxid behandelt. Nach dem Dehydrieren in Äthanolkonzentration wurde das Präparat flach in Durcupan eingebettet. Mit einem Ultramikrotom wurden 1 µm dicke Semidünnschnitte hergestellt, auf Objektträger aufgezogen, mit Toluidinblau (Richardson et al. 1960) 45 Sekunden gefärbt und schließlich mit Etallen (Firma Merck) eingedeckt. Die Ultradünnschnitte wurden mit beschichteten Netzen (Pioloformfolie) aufgenommen, 5 Minuten mit 2%iger wäßriger Uranylacetatlösung (Huxley und Zubay 1961), anschließend 1 Minute lang mit Bleicitratatlösung (Reynolds 1963) kontrastiert und unter dem Elektronenmikroskop (Zeiss EM 9) betrachtet und fotografiert.

3. ERGEBNISSE

3.1. Anatomie des Vorderhirns

a). Nomenklatur und äußere Morphologie des Telecephalon : In der vorliegenden Arbeit wurde, geringfügig modifiziert, die Nomenklatur nach Northcutt und Braford (1980) verwendet, die ihrerseits auf Nieuwenhuys (1963) basiert.

Abb.1. zeigt die dorsale Übersicht über das Telencephalon des Zwergwelses, das aus dem Bulbus olfactorius (OB), dem Tractus olfactorius (OT) und den Vorderhirnhemisphären besteht. Der elipsoide OB liegt unterhalb der Mucosa olfactoria (OM); die Länge des OT beträgt bei einem 25 cm langen Zwergwels circa 24 mm. Der OT besteht aus zwei Hauptsträngen, dem MOT und dem LOT. Makroskopisch sind diese nur unmittelbar nach dem Austritt des OT aus der ventralen OB-Hälfte bzw. kurz vor seinem Eintritt in die Ventralseite der Vorderhirnhemisphäre als getrennte Bündel erkennbar. Im übrigen Verlauf des OT ziehen MOT und LOT ununterscheidbar eng nebeneinander her. Die paarigen Vorderhirnhemisphären flankieren einen im Querschnitt T-förmigen Ventrikel, der dorsolateral nur von der Tela chorioidea bedeckt wird. Die rostrale Verlängerung des Ventrikels erstreckt sich durch den gesamten OT und reicht noch in den caudalen OB hinein. Diese Befunde stimmen mit den Beobachtungen von R. Wieser (1979) und Engler und Bruckmoser (in Vorb.) überein.

b). Bulbus olfactorius : Nissl-Präparate zeigen zwischen den Unterbündeln des Nervus olfactorius (ON) im rostralen Teil des OB eine Gruppe großer Neurone mit einem Somadurchmesser von circa 20 μm (Abb.2). Ihre Lage im OB läßt vermuten, daß diese Zellen den von Sheldon (1912) für den Karpfen beschriebenen Neuronen des Ganglion Nervi terminalis entsprechen. Ferner zeigten die Nissl-Präparate,

daß der OB des Zwergwelses keine klare Strukturierung aufweist, wie sie bei Säugetieren vorhanden ist (Abb.3). Nur die Außenhülle aus ON-Fasern ist als Schicht abgrenzbar; das übrige Gewebe kann grobmorphologisch in einen Außen- und einen Zentralbereich unterteilt werden. Im Außenbereich liegt die Mehrzahl der großen Neurone, konventionell als Mitralzellen bezeichnet, im Zentralbereich die Mehrzahl der mittleren und kleinen Nervenzellen.

Auf der Höhe der rostralen Ventrikelspitze im caudalen Teil des OB werden die Hauptbündel der in den OT ziehenden Fasern sichtbar (Abb.4). Im ventrikelnahen gelegenen MOT ist der größte Teil der Unterbündel deutlich gegeneinander abgrenzbar. Im LOT dagegen, dessen Fasern vom ventrolateralen OB dorsad zum Ventrikel hin aufsteigen, sind Unterbündelgrenzen nur undeutlich zu erkennen. In seinem Bereich finden sich zudem zahlreiche querverlaufende myelinisierte Fasern, deren Herkunft nicht bestimmt werden konnte. In diesem OB-OT-Übergangsbereich wurde vorwiegend mittlere und kleinere Neurone beobachtet, selten Mitralzellen. Die Ependymzellschicht um den Ventrikel ist dicker als im OT.

c). Tractus olfactorius : Der OT ist vom OB bis hin zur makroskopisch sichtbaren Aufzweigungsstelle vor der Vorderhirnhemisphäre von der Hirnhaut eng umschlossen. Der im dorsalen Teil des OT liegende Ventrikel besitzt eine Hülle aus zylinderförmigen Ependymzellen (Abb.5,6). Sowohl in der äußeren Hirnhaut als auch im Nervengewebe finden sich viele kleinere Blutgefäße, die dickeren verlaufen nur in der äußeren Hirnhaut. Fortsätze von Gliazellen bilden die Abgrenzung zwischen den OT-Unterbündeln. Vom Austritt des OT aus dem OB bis ca. 1 - 2 mm caudwärts sind sowohl MOT und LOT als auch deren Unterbündel (circa zehn bis zwölf) gut zu unterscheiden (Abb.5), danach nicht mehr (Abb.6). Erst kurz vor Einmündung in die Vorderhirnhemisphäre treten MOT

und LOT mit ihren Unterbündeln wieder klar zutage (Abb.7). Die in diesem Bereich sichtbaren Bündel sind zwar von gleicher Anzahl aber nicht notwendigerweise mit den am OB sichtbaren Bündeln identisch. Direkt an der Vorderhirnhemisphäre erkennt man beim MOT stets nur zwei deutlich getrennte Unterbündel, ein dickeres (GMOT) und ein dünneres (KMOT). Dagegen ist die Anzahl der LOT-Unterbündel an derselben Stelle von Fisch zu Fisch und meist auch zwischen linkem und rechtem LOT unterschiedlich; sie schwankt zwischen drei und sieben. Die grobe Verteilung der Fasern bleibt über den gesamten OT-Verlauf fast gleich: Myelinisierte Fasern überwiegen in den medial und lateral von Ventrikel gelegenen Bereichen, sind jedoch ventral selten (Abb.5,6). Nahe der Einmündungsstelle des OT in die Vorderhirnhemisphäre (Abb.7) überwiegt im KMOT und in allen LOT-Unterbündeln der Anteil an myelinisierten Fasern, im GMOT dagegen der Anteil an unmyelinisierten Fasern.

Das elektronenmikroskopische Bild zeigt, daß die unmyelinisierten Fasern in Bündeln zusammengeschlossen zwischen myelinisierten Fasern liegen (Abb.8). Außerdem befinden sich Zellkörper im ventralen OT; es konnte nicht entschieden werden, ob es sich um Gliazellen oder um Neurone handelt (Abb.5,6).

d). Atlas der Vorderhirnhemisphären : Die Abb. 9-21 stellen einen vollständigen Atlas der Vorderhirnhemisphären dar. Die auf der rechten Seite angegebenen Grenzen der Kerngebiete wurden nach sorgfältigen Vergleich mehrerer Nissl-Präparate eingezeichnet. Die Kriterien waren Zelldichte, das Vorliegen zellfreier Zonen, Anfärbbarkeit und, soweit mit dieser Färbetechnik erkennbar, Größe der Neurone. Über die Aussagekraft dieses Verfahrens s. Kap. 4.1.3 und 4.1.4 sowie 3.2.2.c über die Form der efferenten olfaktorischen Neurone. Die Form der Neurone ist bisher nur in den

efferenten Ursprungsgebieten (Abb.24) bekannt, konnte also nicht allgemein als Kriterium dienen.

Innerhalb der Vorderhirnhemisphäre adulter Actinopterygii können histologisch ein ventromedialer und ein dorsolateraler Bereich unterschieden werden, die nach Holmgren (1922), Källen (1951) und Nieuwenhuys (1963) als Area ventralis telencephali (V) und Area dorsalis telencephali (D) bezeichnet werden. In beiden Hauptbereichen können einige Zellgruppen abgegrenzt werden, die sich in Größe und Anordnung der Neurone deutlich unterscheiden. Eine Zona limitans bildet die Grenze zwischen V und D.

Die Area ventralis telencephali kann in folgende Gebiete unterteilt werden: Rostral der Commissura anterior (AC) befinden sich der Nother Nucleus (Vn); der ventrale Nucleus (Vv), der dorsale Nucleus (Vd), der zentrale Nucleus (Vc) und der laterale Nucleus (Vl), in Höhe der AC der supracommissurale Nucleus (Vs), caudal der AC der postcommissurale Nucleus (Vp) und der mittlere Nucleus (Vi).

Vn ist die am weitesten rostral liegende Zellgruppe von V und besteht aus dunkel gefärbten Neuronen, die am Vorderpol von Vn besonders groß sind. Sie liegen direkt über dem MOT am Rande des Gehirnvatrikels (Abb.11). Der restliche Teil dieser Zellgruppe wird von dem weiter caudal gelegenen Kern Vv nach dorsal abgedrängt. Die Abgrenzung zwischen Vn und Dm ist eindeutiger als die zwischen Vn und den Kerngebieten Vv, Dl und Dc (Abb.12,13).

Vv liegt ebenfalls über dem einmündenden MOT ventral vom Ventrikel, dessen Ependymzellschicht hier auffällig dick ist (Abb.13,14). Der Kern bildet den ventralen Bereich von V (Abb.12-15) und enthält stark färbbare Neurone. Es handelt sich hier um einen relativ undifferenzierten Kernbereich, der caudal

bis zur AC von kreuzenden Fasern durchsetzt ist; die Abgrenzung zu den benachbarten Kerngebieten ist oft unklar.

Dorsal von Vv und caudal von Vn liegt Vd, die größte Zellgruppe von V, die in Vd-d und Vd-v unterteilt werden kann (Bass 1981a). Vd-v ist im Gegensatz zu Vd-d relativ klar umgrenzbar und hat größere Neurone, die etwas heller gefärbt sind. Rostral grenzt Vd-v an den Ventrikel, caudal schiebt sich eine fast zellfreie Zone dazwischen. Zwischen Vd-d und Dm befindet sich fast immer eine eindeutige Grenze (Abb.14-18).

Lateral von Vv, im rostralen Teil von V findet sich die zentromediale Zellgruppe Vc (Abb.12-14). Die vordersten Neurone dieser Gruppe liegen im Einmündungsbereich des OT zwischen LOT und MOT. Rostral liegen die Vc-Neurone so dicht, daß die Grenze des Kerns an dieser Stelle gut zu erkennen ist, während die Zelldichte caudad allmählich abnimmt.

Einige Zellen in der Nähe des Sulcus externus (e) (Abb.14,15) könnten der Vl-Zellgruppe bei *Ictalurus punctatus* entsprechen (Bass 1981a), sie liegen jedoch so verstreut, daß eine Abgrenzung unsicher ist.

Dorsolateral auf der Höhe der AC liegt eine einzige Zellgruppe, Vs, die fließend in die rostral und caudal gelegenen Zellgruppen Vv, Vd und Vp übergeht. Die Vs-Zellgruppe besteht aus dichtgepackten Zellen, ist aber undeutlich begrenzt (Abb.16-18).

Die Zellgruppe Vp, caudal von AC, liegt wie Vd im dorsolateralen Bereich von V am Rande des Ventrikels (Abb.18-20). Weiter caudad, in derselben Position findet sich Vi, die caudalste Zellgruppe von V (Abb.21). Ein zellfreier Bereich bildet eine klare Abgrenzung

zwischen Vp und Dm (Abb.19-21).

Die Area dorsalis telencephali zerfällt in folgende Hauptbereiche : die dorsomediale Regio (Dm), die dorsale Regio (Dd), die dorso-laterale Regio (Dl), die dorsoposteriore Regio (Dp), die dorso-zentrale Regio (Dc) und den Nucleus Taeniae (NT). Dm und Dl erstrecken sich rostrocaudal über die gesamte Länge der Vorderhirnhemisphäre und umschließen auf der Höhe der AC den kleinen Kernbereich Dd. Dc bildet den Zentralbereich, Dp den ventrolateralen Teil von D. Ein zellfreier Bereich, der von Goldstein (1905) bei sieben Teleosteer-Arten als Sulcus ypsiliformis (sy) bezeichnet wurde, bildet die Grenze zwischen Dm und Dl.

Dm an der rostralen Spitze zerfällt nach der Zellgröße in zwei ineinander übergehende Bereiche; dorsal liegen größere, ventral kleinere Zellen. Innerhalb der Regio Dm verringert sich die Zelldichte von der Ependymzellschicht in Richtung auf das Zentrum von D. (Abb.10-21).

Dl ist rostral gut ausgeprägt, und verschwindet allmählich caudad (Abb.9-21). Rostral sind die Neurone der Regio Dl größer als die der Regio Dm. Die Neurone von Dl liegen ventral dichter als dorsal, jedoch ist keine klare Grenze zu erkennen. In Höhe der AC findet sich zwischen Dm und sy eine kleine Zellgruppe, Dd (Abb.17,18), deren Zellen von geringerer Größe sind und dichter liegen als diejenigen der benachbarten Regio Dm in gleicher Höhe. Dp beginnt im rostralen Teil der Vorderhirnhemisphäre kurz nach der Einmündungsstelle des OT und lateral vom Sulcus externus (e). Diese Zellgruppe erstreckt sich weit ins caudale Vorderhirn hinein und ist nicht durch eine zellfreie Zone abgegrenzt (Abb.13-20). Die im Zentrum der Vorderhirnhemisphäre gelegene Regio Dc zieht von der Einmündungsstelle des OT bis zum caudalen Vorderhirn und

besteht aus großen, wenig dicht liegenden Zellen (Abb.12-16). Auf Nissl-Präparaten kann diese Zellgruppe kaum weiter unterteilt werden (Abb.12-16). Die am weitesten caudal liegenden Zellgruppe innerhalb der Area D ist der Nucleus Taeniae (NT). Der Kern bildet eine kompakte Zone dorsal über den Tractus optici (Abb.18-21).

3.2.HRP-Experimente

3.2.1.Vergleich der Ergebnisse verschiedener HRP-Techniken

a).Einfluß verschiedener Reagentien : Um die Empfindlichkeit der Methode zu erhöhen, wurden verschiedene Reagentien und Verfahren verwendet (Abb.22,23). In allen Experimenten wurde die HRP von durchschnittlichen Axonen des OT aufgenommen und sowohl retrograd als auch anterograd zu den Vorderhirnhemisphären transportiert. Der OT wurde an einer Stelle durchschnitten, die ungefähr ein Viertel der gesamten Länge des OT von der Vorderhirnhemisphäre entfernt lag. Die Überlebenszeit betrug circa 4 bis 5 Tage. Die Experimentgruppen sind in der folgenden Tabelle zusammengefaßt :

Gruppe	Anzahl der Versuche	HRP-Quelle	Lösungsmittel für HRP	Chromogen	Histochemische Reaktionsverfahren nach
A	30	Sigma	Tris-Puffer	TMB	Mesulam
B	11	Sigma	2% DMSO	TMB	Mesulam
C	3	Serva	2% DMSO	TMB	Mesulam
D	2	Serva	2% DMSO	DAB	Keefer
E	6	Serva	2% DMSO	DAB	Adams
F	5	Sigma	2% DMSO	DAB	Adams

Folgende sechs Verfahren (A-F) wurden verwendet:

Experimentgruppe A : HRP (Typ VI) von Fa. Sigma, Tris-Puffer, TMB
Die retrograde Markierung zeigte Somata mit nahezu glatter Ober-

fläche. Selten waren Dendritenansätze mitgefärbt (Abb.22A). Die anterograd markierten Fasern zeigten unregelmäßige Anschwellungen (Abb.23A). Die Terminalmarkierung bestand aus einer Wolke von TMB-Partikeln, die unregelmäßig und z.T. kristallartig geformt waren.

Experimentgruppe B : HRP (Typ VI) von Fa. Sigma, DMSO, TMB
Bei Verwendung von 2%igem DMSO in Aqua des. - anstelle des Tris-Puffers fiel das TMB-Reaktionsprodukt in größeren Partikeln aus. Die Oberflächen markierter Somata und Fasern erschienen unregelmäßiger als in Experimentgruppe A (Abb.22B,23B), die Terminalmarkierung war deutlicher erkennbar; Dendritenmarkierungen ließen sich ebenso selten beobachten.

Experimentgruppe C : HRP (reinst) von Fa. Serva, DMSO, TMB
Bei Verwendung von HRP der Firma Serva und DMSO war die Qualität der retrograden Markierung besser. Nicht nur die Somata sondern häufig auch die Dendritenansätze der Nervenzellen wurden angefärbt (Abb.22C). Gelegentlich waren die Dendriten bis über ihre ersten Verzweigungen hinaus markiert. Die TMB-Partikel erschienen ebenso groß wie in Experimentgruppe B, das Erscheinungsbild der Faser- und der Terminalmarkierung glich dem von Experimentgruppe A (Abb.23C).

Experimentgruppe D : HRP (reinst) von Fa. Serva, DMSO, DAB
Reagentien und histochemisches Inkubationsverfahren nach Graham und Karnovsky (1966) wurden mit der Technik von Keefer (1978) und Keefer et al. (1976,1980) kombiniert. Die Markierung war teils granulär, teils diffus und hob sich vom übrigen, fast durchsichtig erscheinenden Gewebe deutlich ab. Mit dieser Methode gelang es, bei den meisten Neuronen auch die Dendritenstämme mit ihren feinen Verzweigungen sichtbar zu machen (Abb.22D). ^o

Experimentgruppen E und F : HRP (reinst/Typ VI) von Fa. Serva/Sigma, DMSO, DAB

Die Präparate wurden vor dem histochemischen Verfahren mit einer 0,5%igen Kobaltchlorid-Lösung behandelt (Adams 1977). Diese Behandlung ließ das DAB-Reaktionsprodukt dunkelbraun vor hellem Gewebegrund erscheinen. Die Markierung war überwiegend diffus, so daß das Erscheinungsbild markierter Zellen und Fasern dem einer Golgi-Färbung sehr nahekam (Abb.22E,22F). Bei vielen Somata waren die Dendriten über weite Strecken verfolgbar.

Mit den Verfahren D, E und F war die Markierungsqualität gleich gut. Die Markierung vom diffusen Typ fand sich häufiger in der Experimentgruppe E als in den anderen beiden Gruppen. Stets konnten die anterograd markierten Fasern über lange Strecken hinweg beobachtet werden (Abb.23D,23E,23F). Die feingranuläre Terminalmarkierung war leicht zu erkennen.

Die unterschiedlichen Markierungseigenschaften zwischen den Experimenten sind auf der Verwendung unterschiedlicher Reagentien zurückzuführen :

(1).HRP-Qualität : Der Vergleich der Markierungsergebnisse zwischen den Experimentgruppen B und C (TMB-Gruppen) zeigt, daß die Qualität der retrograden Markierung von der Verwendung unterschiedlicher HRP beeinflußt wird. Jedoch ist dieser Parameter für die retrograde Markierung in den DAB-Gruppen (Experimentgruppe E und F) unbedeutend.

(2).Lösungsmittel für HRP : DMSO als Lösungsmittel für HRP ergibt im Vergleich zu Tris-Puffer größere Partikeln des TMB-Reaktionsprodukts (vergl. Experimentgruppe A und B). Deswegen ist die Kombination der Verwendung vom DMSO und TMB für die Terminalmarkierung sehr geeignet (West und Black 1979).

(3).Chromogene : Die Anzahl der markierten Zellen in den

TMB-Gruppen ist größer als die in den DAB-Gruppen. Das TMB-Reaktionsprodukt fiel sowohl bei retrograder als auch bei anterograder Markierung in gröberer granulärer Form als das DAB-Reaktionsprodukt aus. Mit TMB war eine heterogene Verteilung der Reaktionspartikel in den retrograd markierten Somata (granulärer Typ) (Abb.22A,22B,22C), und eine reihen- bzw. perlschnurförmige Anordnung der Partikel in den anterograd markierten Fasern zu beobachten (Abb.23A,23B,23C). Diese diffuse Markierung mit DAB hatte nahezu die Qualität einer Golgi-Färbung (Abb.22D,22E,22F). Die so gefärbten Zellen zeigten ausreichend viele Charakteristika für zytoarchitektonische Zuordnung. Um auch unvollständig markierte Zellen zu erfassen, wurden TMB-Präparate stets mit Neutralrot gegengefärbt.

b).Einfluß der Applikationsweise der HRP : Zwei Methoden kamen zur Anwendung :

(1).Applikation der HRP durch Einstich ins Gewebe (neun Versuche) : Die HRP wurde mit Hilfe einer feinen Metallnadel in den OB eingebracht. Bei einer Überlebenszeit von 146 bis 170 Stunden entsprach die Qualität der Zellmarkierung derjenigen von Methode (2). Bei längerer Überlebenszeit war im Gegensatz zu Methode (2) ein Abbau der Zellmarkierung festzustellen (Tab.1). Bei diesen Versuchen trat keine Fasermarkierung in der Vorderhirnhemisphäre auf. Offensichtlich wurde die HRP bei dieser Methode von den sekundären Neuronen im OB nicht aufgenommen.

(2).Applikation der HRP auf durchtrennte Axone (57 Versuche) : Die HRP wurde direkt von den durchschnittenen Axonen des caudalen OT-Stumpfs aufgenommen. Es färbte sich in allen Experimenten Fasern im OT (Abb.29) und Somata (Abb.22,Abb.30) in der Vorderhirnhemisphäre ebenso Fasern in der Vorderhirnhemisphäre in allen Experimenten mit genügender langer Überlebenszeit (Tab.1,

Abb.23). Im Gegensatz zu Methode (1) verschlechterte sich die Qualität der Anfärbung nicht, wenn die Überlebenszeit über die minimale für eine gute Anfärbung erforderliche Zeit hinaus verlängert wurde (Tab.1). Wenn die Überlebenszeit zu kurz war oder der Applikationsort zu weit von der Vorderhirnhemisphäre entfernt lag, waren dort entweder keine gefärbten Fasern zu sehen oder diese, entsprechend einer kürzeren Laufstrecke, nur ipsilateral und rostral zu beobachten. Die nach dieser Methode erreichte Markierung wurde in Somata und Fasern selbst nach langer Überlebenszeit nicht abgebaut (Tab.1).

3.2.2. Neuroanatomische Befunde nach HRP-Markierung in den Vorderhirnhemisphären und im OT

a). Ursprungsgebiete zentrifugaler Fasern : Die folgenden Ergebnisse wurden mit dem im methodischen Teil (Kap.2.2) geschilderten Verfahren erzielt, HRP auf durchtrennte Axone aufzubringen. Die Versuche mit Einbringen von HRP in den OB (Tab.1) erbrachten für die Ursprungsgebiete dieselben Ergebnisse, zeigten jedoch weder Zellformen noch waren die Terminalfelder markiert (vergl. Kap.4.2.1). Nach HRP Applikation am OT fanden sich retrograd markierte Somata in der ipsilateralen Area ventralis telencephali, in der Area dorsalis telencephali (Abb.24) und im Außenbereich des kontralateralen OB (Abb.25). Zellmarkierungen außerhalb dieser Bereiche wurden nie beobachtet. Markierte Neurone wurden bei allen 25 Versuchstieren in jedem der im Folgenden aufgeführten Gebiete beobachtet; auch die Verteilung der markierten Neurone innerhalb der verschiedenen Gebiete war im Rahmen der Beobachtungsgenauigkeit gleich (Abb.24). In der Area ventralis telencephali traten markierte Neurone in folgenden Gebieten auf : (1).lateral von Vn (wenige Neurone) (Abb.24A); (2).im dorsalen Teil von Vv (Abb.24B,24C); (3).in Vd-d (Abb.24C) und

(4).in Vs (Abb.24D,24E,24F). In der Area dorsalis telencephali lagen die gefärbte Zellen (1).im rostroventralen Teil von D1, hauptsächlich in der Nähe des Sulcus externus (Abb.24A,24B); (2).im lateralen Dm vor der AC (Abb.24B,24C,24D); (3).in Dp (Abb.24C,24D) und (4).in Dc (Abb.24E,24F,24G). Die meisten gefärbten Zellen liegen in Dc.

Im kontralateralen OB ist die Anzahl der markierten Neurone gering. Die Zellen fanden sich nur im Außenbereich (Abb.25,26) und konnten nur bei Verwendung von TMB als Chromogen beobachtet werden.

b).Terminalfelder afferenter OT-Fasern in der Hemisphäre : Die Grenzen der Felder (Abb.28,30) wurden nicht im Einzelnen untersucht. Sie entsprachen den Verhältnissen bei anderen Ictaluridae (Bass 1981b; Finger 1975). Bemerkenswert ist, daß vier Ursprungsgebiete efferenter Neurone (im dorsalen Teil von Vv, in Vd-d, in Dc und in Dp) deutlich innerhalb der afferenten Terminalfelder liegen, während die vier anderen Ursprungsgebiete eine solche Überlappung nicht zeigen.

c).Zellformen : Die modifizierte HRP-Methode gestattete eine Golgi-ähnliche Anfärbung der zentrifugalen Neurone; Spines an den Dendriten waren allerdings nicht zu sehen. Wenn die markierten Neurone in einem stark gefärbten Terminalfeld lagen, waren die Zellformen durch Überdeckung manchmal nicht klar zu erkennen. Die Zellen konnten nach ihren Soma- und Dendritenmerkmalen in folgende fünf Typen (Abb.27) eingeteilt werden, wobei einige wenige Zellen mit stark abweichenden Eigenschaften nicht mit berücksichtigt wurden:

(1).Spindelförmige Zellen mit spindelförmigem Soma und zwei Dendriten, die sich in entgegengesetzte Richtungen ausdehnen; gele-

gentlich konnten Aufzweigungen der Dendriten beobachtet werden (Abb.27A). (2).Sternförmige Zellen mit polygonalem Zellkörper und mehr als drei nach verschiedenen Richtungen gerichteten Dendriten (Abb.27B). (3).Kaulquappenförmige Zellen mit einem einzigen Dendriten, dessen Aufzweigungen nicht zu sehen waren. (Abb.27C). (4).Zangenförmige Zellen mit zwei Dendriten, die dem ovalen bis runden Zellkörper in einem spitzen Winkel entsprangen (Abb.27D). (5).Zwiebelförmige Zellen mit mehr als zwei Dendriten, die alle von einer einzigen Stelle des ovalen Zellkörpers ausgingen (Abb.27E). Diese unterschiedlich geformten Zellen liegen zum Teil vermischt innerhalb eines Kerngebietes vor. Abb.28 gibt ein Beispiel für die gegenseitigen räumlichen Beziehungen. Innerhalb eines bestimmten Gebietes war die Verteilung der verschiedenen Zellformen homogen.

Die Verteilung der Zelltypen auf die verschiedenen Gebiete ist in Tabelle 2 zusammengefaßt.

d).Projektionsbahnen der zentrifugalen Fasern : Um zu untersuchen, ob die Projektionswege der efferenten Fasern zum OB über alle drei Unterbündel des OT (GMOT, KMOT und LOT) laufen, wurde bei 23 Fischen ein OT durchtrennt und auf die Schnittfläche des caudalen Anteils HRP appliziert. In den verschiedenen Versuchen wurden dann unterschiedliche Unterbündel zwischen Schnittstelle und Hemisphäre mit der Uhrmacherpinzette zerquetscht (Abb.29, Methode s. Kap.2.2.). Eine retrograde Markierung der efferenten Somata in den Hemisphären war immer dann vorhanden, wenn der GMOT intakt gelassen wurde; die Markierung war dann so stark wie bei intaktem OT. Nach Zerquetschen des GMOT fehlte selbst bei sehr langen Überlebenszeit (15 Tage) regelmäßig jede Spur einer Markierung.

Aus diesen Versuchen kann man schließen, daß zumindestens caudal der Durchtrennungsstelle, die im caudalen Drittel des OT lag, die Efferenzen ausschließlich im GMOT verlaufen (Tab.3).

Tab.2: Verteilung der Zelltypen in den Ursprungsgebieten der zentrifugalen Fasern. I : lateral von Vn, II : im dorsalen Teil von Vv, III : in Vd-d, IV : in Vs, V : im rostromedialen Teil von Dl, VI : im lateralen Teil von Dm, VII : in Dc, VIII : in Dp.
 Sp : spindelförmiger, St : sternförmiger, Ka : kaulquappenförmiger, Za : zangenförmiger, Zw : zwiebelförmiger Zelltyp.
 + : Zelltyp vorhanden, 0 : Zelltyp nicht gefunden, ? : aus färbungstechnischen Gründen Zelltyp nicht feststellbar.

Ursprungsgebiet :	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
Sp	?	+	+	0	0	?	+	+
St	?	+	0	+	0	?	+	0
Ka	?	0	0	+	+	?	+	+
Za	?	0	0	+	0	?	+	0
Zw	?	0	0	+	0	?	+	+

Tab.3:Retrograde HRP-Markierung durch verschiedene OT-Unterbündel nach verschiedener Überlebenszeit.
S : Somata; F : Fasern; + : gefärbte Zellen bzw. Fasern sind vorhanden; 0 : keine Markierung sichtbar.

durch den LOT			durch den MOT			durch den GMOT			durch den KMOT		
Überlebens- zeit	S	F	Überlebens- zeit	S	F	Überlebens- zeit	S	F	Überlebens- zeit	S	F
92 St.	0	+	100 St.	+	+	96 St.	+	+	90 St.	0	+
128 St.	0	+	100 St.	+	+	100 St.	+	+	150 St.	0	+
7 Tage	0	+	120 St.	+	+	144 St.	+	+	7 Tage	0	+
8 Tage	0	+	7 Tage	+	+				15 Tage	0	+
10 Tage	0	+	13 Tage	+	+						
12 Tage	0	+	15 Tage	+	+						
14 Tage	0	+	15 Tage	+	+						
14 Tage	0	+	18 Tage	+	+						

4. DISKUSSION

4.1. Anatomie des olfaktorischen Systems beim Wels im Vergleich mit anderen Knochenfischen

4.1.1. Aufbau des OB bei Teleosteen

Die Teleosteer lassen sich bezüglich der Lage des OB in zwei Gruppen einteilen. Die eine Gruppe besitzt einen sessilen OB, d.h., der OT ist so kurz, daß der OB der Vorderhirnhemisphäre direkt aufsitzt, die andere Gruppe hat einen langgestielten OB. Innerhalb der Art *Ictalurus punctatus* gibt es sowohl den sessilen als auch den gestielten OB (Bass 1981a). Bei den insgesamt 71 in der vorliegenden Arbeit verwendeten Exemplaren von *Ictalurus nebulosus* konnte jedoch ebenso wie bei verschiedenen *Cypriniformes*, *Osteoglossiformes*, *Mormyriiformes* und *Anacanthidae* (Aronson und Kaplan 1968) nur der gestielte OB beobachtet werden.

Die lichtmikroskopischen Eigenschaften des OB sind bei vielen Fischen untersucht worden (Holmgren 1920; Jansen 1930; Kosaka und Hama 1979c, 1980a, 1982; Miller 1940; Morgan 1975; Nieuwenhuys 1967; Oka 1983; Oka et al. 1982; Sheldon 1912), während elektronenmikroskopische Analysen bislang selten sind (Andres 1970; Ichikawa 1976; Ichikawa und Ueda 1979; Kosaka 1980; Kosaka und Hama 1979a, 1979b, 1979c, 1980a, 1980b, 1982; Oka 1983; Oka et al. 1982). Im Mittelpunkt vieler Arbeiten stand die Frage nach der Schichtung des Teleosteer-OB (Andres 1970; Bass 1981a; Davis et al. 1981; Engler und Bruckmoser in Vorb.; Holmgren 1920; Ichikawa 1976; Ichikawa und Ueda 1979; Kosaka und Hama 1979c, 1980a, 1982; Miller 1940; Morgan 1975; Nieuwenhuys 1963; Northcutt und Braford 1980, Oka 1983; Oka et al. 1982; Satou et al. 1983). Die unterschiedlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen lassen den Schluß

zu, daß der Teleosteer-OB im Gegensatz zu dem der Säugetiere keine klare Schichtung aufweist. Eindeutig abgrenzbar ist allgemein nur die Hülle aus ON-Fasern, die weiteren Strukturelemente des OB sind auch bei nächstverwandten Arten unterschiedlich ausgeprägt : So wurden zwar für *Ictalurus punctatus* getrennte Schichten für Mitralzellen und Glomeruli beschrieben (Bass 1981a), aber bei *Ictalurus nebulosus* besteht diese Sonderung nicht. Man kann daher nicht wie Northcutt und Braford (1980), Bass (1981a) und Davis et al. (1981) für *Ictalurus nebulosus* von einer klaren OB-Strukturierung ausgehen. Die sekundären olfaktorischen Neurone liegen bei retrograder Markierung (Abb.26) in einem Bereich, der mit der von Engler und Bruckmoser (in Vorb.) beschriebenen Außenbereich (Glomeruli und Mitralzellen) übereinstimmt.

4.1.2. Anzahl der OT-Unterbündel

Mit elektrischer Reizung der vier OT-Unterbündel des Kabeljaus wurden vier unterschiedliche Verhaltensmuster des schwimmenden Fisches ausgelöst (Döving und Selset 1980). Da die Unterbündel demnach neuroanatomische Korrelate für abgrenzbare Verhaltensweisen darstellen, sind ihre genaue Zahl und Eigenschaften von Bedeutung. Schon Sheldon (1912) erwähnte, daß die Anzahl der OT-Unterbündel beim Karpfen auf verschiedener Höhe von einem bis zwölf variiert. In ihrer elektronenmikroskopischen Studie beim Karpfen zeigten Westerman und Wilson (1968), daß der MOT aus zwei dickeren Unterbündeln und der LOT aus 10 bis 14 Unterbündeln besteht. Nach Beobachtungen von Döving und Gemne (1965) bei der Quappe (*Lota lota*) und Döving und Selset (1980) beim Kabeljau (*Gadus morhua*) gliedern sich MOT und LOT vor dem Eintritt in die Vorderhirnhemisphäre deutlich jeweils in zwei Unterbündel auf. Dagegen fanden Dubois-Dauphin et al. (1980) bei der Schleie (*Tinca tinca*) in der Nähe des OB zwei MOT-Unterbündel und nur ein LOT-Un-

terbündel. Beim Piranha (*Serrasalmus nattereri*) gibt es drei OT-Unterbündel (Ebbesson et al. 1981). Bei sieben Teleosteer-Arten ist bei einzelnen Individuen eine Unterteilung in LOT und MOT möglich, bei anderen nicht (Döving 1967).

Meine Untersuchungen zeigen, daß der MOT bei *Ictalurus nebulosus* in der Nähe der Vorderhirnhemisphäre stets aus zwei Unterbündeln, der LOT dagegen aus einer veränderlichen Anzahl von Unterbündeln (drei bis sieben) besteht. Die Zweiteilung des MOT war für den Wels bereits von Finger (1975) beschrieben worden. *Ictalurus punctatus* hat in der Nähe des OB drei OT-Unterbündel, ein LOT- und zwei MOT-Unterbündel (Bass 1981a), an der Vorderhirnhemisphäre werden fünf Unterbündel ohne nähere Zuordnung zu LOT bzw. MOT angegeben (Bass 1981b).

4.1.3. Kriterien für die Definition eines Kernes

Im Vorderhirn der Teleosteer liegen die Neurone oft wenig dicht, so daß Kerngrenzen schwierig zu definieren sind. Daher beschränkten sich die meisten Autoren darauf, die ungefähre Lage der Kernbereiche anzugeben. Versuche, diese Bereiche weiter zu unterteilen, wurden von Bass (1981a), Davis et al. (1981) und Northcutt und Braford (1980) unternommen, ihre Kriterien jedoch nicht dargelegt.

Im Rahmen vergleichender Untersuchungen hat sich andererseits gezeigt, daß die Definition von Kerngrenzen ohne die Einbeziehung experimenteller Daten nicht ausreichend ist (Nauta und Karten 1970). Liegen in einer Arbeit weder Angaben über anatomische noch über experimentell ermittelte Kriterien vor, sind entsprechende Ergebnisse als rein subjektiv zu werten (Scheibel und Scheibel 1970).

Folgende Kriterien sind für die Feststellung von Kerngrenzen besonders geeignet und sollten bei jeder entsprechenden Untersuchung zur Anwendung kommen. Morphologie der Zellen : In vielen Fällen zeigen die einem Kern zugehörigen Neurone spezifische morphologische Charakteristika, die sie von denen benachbarter Neuronenpopulationen unterscheiden, insbesondere Zellform und Zellgröße. Diese Parameter sind auch an Normalmaterial (z.B. Nissl- oder Golgifärbung) zu bestimmen.

Afferente und efferente Verbindungen : Bilden Axone, die von einem außerhalb liegenden Ursprungsgebiet kommen, in einem Kernbereich ein deutlich umschriebenes Terminalfeld, dann ist die Terminalfeldgrenze als natürliche Grenze zu betrachten. Gleiches gilt, wenn innerhalb eines Kernbereichs die Grenze einer Neuronengruppe bestimmt werden kann, deren Fasern als Bündel zu einer anderen Neuronengruppe bzw. einem bestimmten Organ ziehen. Entsprechende Daten sind nur experimentell zu gewinnen. Sie ermöglichen eine exakte und allgemeingültige Definition von Kerngrenzen, die in dieser Form unabdingbare Grundlage vergleichender Studien ist (Nauta und Karten 1970).

Weitere wesentliche Kriterien stellen elektrophysiologische und histochemische Daten dar. Z.B. wurde der Torus semicircularis im Mittelhirn von Teleosteen früher anatomisch als eine Einheit betrachtet (Ariens-Kappers et al. 1936; Ito 1974). Elektrophysiologische Untersuchungen zeigten dann, daß einzelne Bereiche funktionell spezialisiert sind und zwar auf unterschiedliche Modalitäten der eingesetzten Reize (Grözinger 1967; Knudsen 1976; Page 1970). Mit einer histochemischen Methode, die die regionale Verteilung der Enzyme zeigte, konnten z.B. die Regio Dm bei Lepisosteus und die Regio Dd+Dld bei Salmo weiter unterteilt werden, was anhand anatomischer Untersuchungen allein nicht möglich gewesen war (Northcutt und Braford 1980).

4.1.4. Neuroanatomischer Aufbau der Vorderhirnhemisphäre beim Zwergwels im Vergleich mit anderen Knochenfischen

Die im vorhergehenden Kapitel aufgeführten allgemeinen Kriterien zur Einteilung von Kernbereichen sind bisher noch bei keinem einzigen Knochenfisch ausreichend berücksichtigt worden, vor allem, weil experimentelle Daten fehlen. Die Hemisphären werden vielmehr allein nach den üblichen Kriterien der Zelldichte bzw. dem Vorliegen einer Zone limitans unterteilt, bestenfalls in einigen Arbeiten unter Berücksichtigung von Zellformen. Leider ist auch die auf dieser Grundlage gewonnene Nomenklatur nicht einheitlich: Eine Gruppe von Untersuchern (Crosby et al. 1967; Droogleever-Fortuyn 1961; Herrick 1921; Holmgren 1922; Kühlenbeck 1929; Miller 1940; Morgan 1975; Schnitzlein 1964, 1968; Sheldon 1912) versucht durchgängig eine auf die Säugetiere-Verhältnisse übertragbare, vergleichend anatomische Nomenklatur zu verwenden. Da außer den wenig aussagekräftigen, an Nissl-Präparaten gefundenen Lagebeziehungen zwischen meist sehr diffus strukturierten Kernbereichen kaum etwas über tatsächliche Homologien bekannt ist, bleibt die Berechtigung dieses Vorgehens fraglich (Northcutt und Braford 1980). Die Arbeiten einer anderen Gruppe von Untersuchern (Bannister 1977; Bass 1981a; Davis et al. 1981; Finger 1975; Ichikawa 1975; Ito 1973; Northcutt und Braford 1980; Peter und Gill 1975; Schroeder 1980; Turowski und Danner 1977) basieren auf der Terminologie von Nieuwenhuys (1962, 1963, 1967), bei der die Vorderhirngebiete rein nach ihrer Lage (z.B. ventromedial in der Hemisphäre) und nur für Knochenfische benannt werden. Im weiteren werden nur die Arbeiten, die diese Terminologie anwenden mit meinen eigenen Ergebnissen verglichen, da es nur in diesen Fällen möglich war, vergleichbare Gebiete einigermaßen zu lokalisieren. Auch bei dieser eingeschränkten Aufgabe ergaben sich unerwartete Schwierigkeiten, da in vielen Fällen

Angaben fehlen oder unzureichend erklärte Modifikationen der Nomenklatur durch den jeweiligen Autor zu berücksichtigen waren. Die Ergebnisse des Vergleichs sind für Ictaluridae (Tab.4) und andere Knochenfische (Tab.5) getrennt aufgeführt. Insgesamt zeigt sich, daß die zur Verfügung stehenden Daten für eine fundierte vergleichend-anatomische Betrachtung des Teleosteer-Telencephalon nicht ausreichen: Insbesondere ist es kaum möglich, generelle Entwicklungslinien zu erkennen, etwa der Art, wie sie von Northcutt und Braford (1980) für die Actinopterygii (Scaphirhynchus - Lepisosteus - Salmo - Lepomis) aufgezeigt wurden, bei denen steigende Entwicklungshöhe mit der Differenzierung verschiedener Vorderhirnkerne korreliert. Andererseits erscheint die sachliche, rein beschreibende Terminologie von Nieuwenhuys (1963) gut als Verständigungsbasis für weitere Untersuchungen geeignet, da auf diese Grundlage experimentelle Ergebnisse in ein gemeinsames vorgegebenes Raster eingetragen werden können (z.B. olfaktorische zentrifugale Neurone in Abb.24). Es wäre sicher verfrüht, aufgrund dieser Überlegungen eine Neubenennung der Vorderhirnkerne vorzuschlagen, da viele der derzeitigen Ergebnisse wesentlich von Zufälligkeiten, etwa der angewandten Methodik, abhängen. So ist z.B. die reiche Unterteilbarkeit der dorsalen Kerne bei Lepomis (Northcutt und Braford 1980) sicherlich nicht biologisch bedingt, sondern beruht auf der leistungsfähigen experimentellen Untersuchungstechnik des Autors. Es bleibt zu hoffen, daß eine Vielzahl experimenteller Studien die tatsächliche Konvergenz und Divergenz der Bahnen vom und zum Vorderhirn aufzeigen und damit eine fundierte Neubenennung der Vorderhirnstrukturen möglich wird.

Selbst innerhalb der begrenzten Gruppe der Ictaluridae, bei der nunmehr zwei Arten von Ictalurus durch insgesamt drei Autoren mit der genannten Terminologie untersucht wurden (Tab.4), reichen die Daten nicht aus um vergleichende Aussagen zu machen. So finden

Tab. 4: Kernbereiche der Vorderhirnhemisphären bei Ictaluridae. Ts : vorliegende Arbeit; Fi : Finger (1975); Ba : Bass (1981a); Sc : Schroeder (1980); + : identifiziert; - : nicht identifiziert; * : identisch; # : fast identisch; X : nicht identisch; ? : keine Angabe; o : nicht unterteilbar; oo : zweigeteilt; ooo : dreigeteilt; x : nicht abgrenzbar; xx : teilweise abgrenzbar; xxx : gut abgrenzbar; Abgrenzbarkeit in den Fällen, wo unterschiedliche Unterteilung gefunden wurde : Vd (Ts und Ba) : Vd-d : x, Vd-v : xxx; D1 (Ba) : DLD : x, DLP und DLV : xxx

Beschrieben von											
(I. nebul.) (I. Punct.)											
Übereinstimmung mit											
eigener Arbeit											
Grobmorphologische											
Unterteilbarkeit											
Abgrenzbarkeit											
Regio	Ts	Fi	Ba	Sc	Fi	Ba	Sc	Ts	Fi	Ba	Sc
Vc	+	-	+	-	?	*	?	xx	?	xxx	?
Vn	+	-	+	-	?	*	?	x	?	x	?
Vv	+	+	+	+	*	*	*	x	xxx	xxx	x
Vd	+	+	+	+	*	*	*	x/xxx	xxx	x/xxx	x
Vl	+	+	+	+	X	*	X	x	xxx	xxx	x
Vs	+	+	+	+	?	?	?	x	?	xxx	x
Vp	+	+	+	+	?	*	?	xxx	?	xxx	x
Vi	+	+	+	-	X	*	?	xxx	xxx	xxx	?
Dm	+	+	+	+	*	*	*	xx	xxx	x	x
Dd	+	+	+	+	X	X	*	x	xxx	x	x
Dl	+	+	+	+	X	*	*	x	xxx	x/xxx	x
Dp	+	-	+	-	?	*	?	x	?	xx	?
Dc	+	+	+	+	*	*	*	x	xxx	xxx	x
NT	+	+	+	-	X	*	?	xx	xxx	xxx	?

Tab.5: Vergleich der Kernbereiche der Vorderhirnhemisphäre bei Teleosteen (außer Ictaluridae). Nieuwenhuys (1963): *Salmo fario*, *Gasterosteus aculeatus*, *Mastacembelus pancalus*, *Symbranchus marmoratus*, *Xenomystus nigri*, *Mormyrus longipinnis*; Bannister (1973): *Phoxinus phoxinus*; Ichikawa (1975): *Carassius auratus* (A); Peter und Gill (1975): *Carassius auratus* (B); Turowski und Danner (1977): *Salmo irideus*; Northcutt und Braford (1980): *Salmo gairdneri*, *Lepomis*; Davis et al. (1981): *Macropodus opercularis*.
 B : Beschreibung; + : identifiziert; - : nicht beschrieben; U : Unterteilbarkeit; o : nicht unterteilbar; oo : zwei Teilgebiete; ooo : drei Teilgebiete; oooo : vier Teilgebiete; A : Abgrenzbarkeit; x : nicht abgrenzbar; xx : teilweise abgrenzbar; xxx : gut abgrenzbar; ? : keine Angabe

Regio	Salmo f.			Gasterosteus			Mastacembelus			Symbranchus			Xenomystus			Mormyrus		
	B	U	A	B	U	A	B	U	A	B	U	A	B	U	A	B	U	A
Vc	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?
Vn	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?
Vv	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	-	?	?
Vd	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	-	?	?
Vl	-	?	?	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	-	?	?
Vs	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x
Vp	-	?	?	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	-	?	?
Vi	-	?	?	-	?	?	+	o	x	+	o	x	+	o	x	-	?	?
Dm	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x
Dd	-	?	?	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x
DI	-	?	?	+	o	x	+	oo	x	+	o	x	+	ooo	xx	+	ooo	xx
Dp	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?
Dc	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	oo	x	+	oo	x	+	oo	x
NT	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x	+	o	x

Regio	Phoxinus			Caras.(A)			Caras.(B)			Salmo i.			Salmo g.			Lepomis			Macropodus		
	B	U	A	B	U	A	B	U	A	B	U	A	B	U	A	B	U	A	B	U	A
Vc	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	+	o	xxx	+	o	xx	-	?	?
Vn	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	+	o	xxx	-	?	?
Vv	+	o	x	-	?	?	+	o	xxx	+	o	xxx	+	o	xxx	x	o	xxx	+	o	xxx
Vd	+	o	x	-	?	?	+	o	xxx	+	o	xxx	+	o	xxx	+	o	xxx	+	o	xxx
Vl	-	?	?	-	?	?	+	o	xxx	+	?	x	+	o	xxx	+	o	xxx	+	o	xxx
Vs	-	?	?	-	?	?	+	o	xxx	-	?	?	+	o	xxx	+	o	xxx	+	o	xxx
Vp	-	?	?	-	?	?	+	o	xxx	-	?	?	+	o	xxx	+	o	xxx	+	o	xxx
Vi	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	-	?	?	+	o	xxx
Dm	+	oo	x	+	o	xxx	+	o	xxx	+	oo	xx	+	oooo	x	+	oooo	x	+	ooo	x
Dd	-	?	?	+	o	xxx	+	o	xxx	+	o	xx	?	?	?	+	o	x	+	o	x
DI	-	?	?	+	o	xxx	+	oo	xxx	+	o	xx	+	?	?	+	ooo	x	+	ooo	x
Dp	+	oo	x	+	o	xxx	-	?	?	-	?	?	+	o	xxx	-	?	?	+	o	x
Dc	+	o	x	-	?	?	+	o	xxx	-	?	?	+	o	xxx	+	oooo	xxx	+	oooo	xxx
NT	+	oo	x	-	?	?	+	o	xxx	-	?	?	+	o	xxx	+	o	xxx	+	o	xxx

sich in der Arbeit von Finger (1975) nur ein einziger nach Nissl gefärbter Querschnitt durchs Vorderhirn, wonach die genauere Lokalisierung der von ihm gefundenen Terminalfelder kaum möglich ist. Schroeder (1980) und Bass (1981a) arbeiteten an *Ictalurus punctatus* mit ein und derselben Methode. Trotzdem sind ihre Ergebnisse bezüglich der Identifikation zweier Zellgruppen (Vl und Dl) unterschiedlich. Die von Bass als Vl bezeichnete Zellgruppe liegt in einer oberflächennahen Position, dorsolateral vom Sulcus externus, während Schroeder (1980) die Vl neben Vd, d.h. relativ weit entfernt vom Sulcus externus vorfindet. Ferner identifiziert Bass (1981a) die Dd-Zellgruppe zwischen Dm und Dl, während sie nach Schroeder (1980) zwischen Dm und sy liegt.

Dieses Beispiel ist eines von vielen und zeigt, daß die bisherigen Ergebnisse nicht mehr sind als eine Grundlage für künftige experimentelle Untersuchungen.

Aus diesen Gründen wurde in dieser Arbeit darauf Wert gelegt einen vollständige Atlas des Vorderhirns des Zwergwelses vorzulegen, der die Kernbereiche nach der konventionellen Nissl-Methode vollständig beschreibt (Kap.3.1). Die große Übereinstimmungen mit der verwandten Art *I. punctatus* (Bass 1981a), die beachtliche Abweichungen zwischen beiden Arten, vor allem der diffusere Aufbau bei *I. nebulosus* sowie die erheblichen Differenzen zwischen den ermittelten konventionellen Kerngrenzen und der Topographie der efferenten Ursprungsgebiete (Abb.24) sind erste Informationen auf dem Wege, den Aufbau des olfaktorischen Vorderhirns beim Wels zu verstehen.

Im Einzelnen lassen sich bisher für die einzelnen Kernbereiche folgende Vergleiche anstellen :

Die Bezeichnung Vc wird weder von Nieuwenhuys (1963) noch von Schroeder (1980) verwendet. Northcutt und Braford (1980) benennen eine zentrale Zellgruppe in der AC-Ebene bei *Salmo* und *Lepomis* als

Vc (commissuraler Kern der V). Bass (1981a) bezeichnet eine Zellgruppe, die im zentralen Bereich der V, aber vor AC liegt, gleichfalls als Vc. Meinen Befunden nach hat die Vc-Zellgruppe bei *Ictalurus nebulosus* - mit Ausnahme des caudalen Bereichs - ebenso klare Grenzen wie bei *I. punctatus* nach Bass (1981a), liegt allerdings weiter rostral.

Die Zellgruppe Vn kann bei vielen Teleosteen nicht eindeutig abgrenzt werden (Nieuwenhuys 1963), bei einigen, wie z.B. bei *Macropodus* (Davis et al. 1981), *Salmo* und *Lepomis* (Northcutt und Braford 1980) wurde sie nicht gefunden. Bei *Ictalurus nebulosus* wie bei *I. punctatus* kann diese Zellgruppe in der rostralen V eindeutig identifiziert werden.

Die Regio Vv ist bei *I. punctatus* in zwei Gebiete unterteilt (Bass 1981a). Bei *I. nebulosus* ist grobmorphologisch eine Teilung des Kernbereichs nicht zu erkennen, doch sind die Zellen im lateralen Teil größer als im medialen Teil.

Die Regio Vd kann bei *I. nebulosus* ebenso wie bei *I. punctatus* in zwei Teile untergliedert werden. Eine solche Unterteilung ist bei anderen Teleosteen zumeist nicht angegeben (Northcutt und Braford 1980; Davis et al. 1981). Ausnahmen finden sich bei zwei weiteren Welsarten, dem Panzerwels (*Corydoras paleatus*) und dem Meereswels (*Galeichthys felis*), die an den entsprechenden Stellen der Area V zwei eindeutig getrennten Zellgruppen aufweisen (Miller 1940; Morgan 1975).

Bei *I. nebulosus* sind die Zellen von V1 leicht zu identifizieren, Grenzen und Form dieser Regio sind allerdings nicht sehr deutlich. Bei *I. punctatus* zeigt diese Regio eindeutig einen halbmondförmigen Umriss (Bass 1981a).

Die Abgrenzung zwischen der Regio Vs und der Regio Vp ist bei *I. nebulosus* im Gegensatz zu *I. punctatus* (Bass 1981a) nicht eindeutig.

Die Regio Vi wurde bei *I. punctatus* und bei *I. nebulosus* als gesonderter Kernbereich identifiziert. Sie stellt also nicht, wie bei einigen anderen Teleosteen (Nieuwenhuys 1963) eine laterale Erweiterung der Regio Vp dar.

Die Regio Dm erscheint beim Schaufelstör (*Scaphirhynchus*) als anatomisch einheitliche Zone; sie zerfällt beim Knochenhecht (*Lepisosteus*) in einige nicht eindeutig bestimmte Unterbereiche. Bei der Regenbogenforelle (*Salmo*) und beim Sonnenbarsch (*Lepomis*) schließlich sind vier deutlich abgrenzbare Untergruppen in Dm zu erkennen (Northcutt und Braford 1980). Bei *Ictalurus punctatus* und *Ictalurus nebulosus* ist zwar eine Unterteilung der Regio Dm nicht möglich, jedoch beinhaltet sie Zellen verschiedener Größe.

Die relativ kleine Regio Dd bildet sich nach Northcutt und Braford (1980) in der phylogenetischen Entwicklung der Actinopterygier als separater Kernbereich heraus. Bei *I. nebulosus* erscheint die Regio Dd als eine kleine relativ deutlich abgrenzbare Zone.

Während die Regio Dl sowohl bei *Lepomis* (Northcutt und Braford 1980) als auch bei *I. punctatus* (Bass 1981a) allein aufgrund der Zellverteilung in drei separate Bereiche unterteilt werden kann, liegen für *I. nebulosus* keine Anhaltspunkte vor, die einer derartige Unterteilung rechtfertigen würden. In seiner Golgi-Studie hat Schroeder (1980) verschiedene Zelltypen in der Regio Dl von *I. punctatus* identifiziert, jedoch konnte er die Kerngruppen der Regio Dl nicht weiter unterteilen.

Bei *I. punctatus* hat Bass (1981a) im rostralen Bereich die Regio Dp von der Regio Dlv unterschieden, eine entsprechende Abgrenzung ist bei *I. nebulosus* nicht zu erkennen. Nach Ausdehnung und Lage entspricht die Dp dem lateralen Terminalfeld, das Finger (1975) mit der Degenerationsmethode bei *I. nebulosus* als ein Haupt-
 endigungsgebiet des OT bestimmte. Er beschrieb verschiedene Zellformen in dieser Region, ebenso Schroeder (1980) bei *I. punctatus*. Mit der modifizierten HRP-Technik konnten bei *I. nebulosus* drei Zellformen zentrifugaler Neurone in diesem Kernbereich festgestellt werden (Tab.2, S.23).

Die Regio Dc wird nach der Beobachtungen von Northcutt und Braford (1980) innerhalb der Actinopterygier von Scaphirhynchus zu Lepomis hin immer differenzierter. Bei *I. punctatus* hat Bass (1981a) durch HRP-Markierung drei separate Unterbereiche festgestellt, auf Golgi-Präparaten fanden sich nur eine Zellform : der Zellkörper ist groß, die Dendriten sind dick und bedeckt mit Spines (Schroeder 1980). Bei *I. nebulosus* sind fünf unterschiedliche Zellformen zentrifugaler Neurone in dieser Regio zu erkennen (Tab.2, S.23).

Ganz allgemein sind die Kerne in der Vorderhirnhemisphäre bei *I. nebulosus* diffuser als die bei *I. punctatus* nach der Beschreibung von Bass (1981a). Eine ähnliche Beobachtung wurde beim Vergleich dieser Arten für den Nucleus lateralis im Torus semicircularis gemacht (Knudsen 1977). Der Verdacht liegt nahe, daß verschiedene funktionelle Anforderungen die Zytoarchitektonik selbst bei nächstverwandten Arten so variieren lassen, daß man darauf verzichten muß, auf dieser Basis die vergleichende Gehirnanatomie innerhalb der Gruppe der Knochenfische zu verstehen. Dem steht nicht entgegen, daß der rein beschreibende Vergleich bestimmter Gehirnerne bei systematisch entfernt stehenden Gruppen, etwa den

Stämmen der Wirbeltiere, echte Homologie erkennen läßt. In jedem Fall stellt jedoch der reine Vergleich von Zellbildern eine grobe Untersuchungsmethode dar, deren Ergebnisse immer anhand der im letzten Kapitel genannten Kriterien überprüft werden müssen.

4.2.Methodisches

4.2.1.Vergleich der verschiedenen HRP-Techniken bei Wirbeltieren

Verglichen mit Säugetieren wurde die HRP-Markierung bei Teleosteen bislang selten eingesetzt (Bass 1981b, 1981c; Ebbesson et al. 1981; Finger 1976, 1978; Finger und Karten 1978; Ito und Kishida 1977, 1978; Karten und Finger 1976; Luiten 1975b, 1976, 1981; Luiten und van der Pers 1977; Peyrichoux et al. 1977; Sakamoto und Ito 1982). Die HRP wird bei Teleosteen ebenso wie bei Säugern intraaxonal anterograd und retrograd transportiert (Luiten 1975b). Die Transportgeschwindigkeit allerdings ist wesentlich geringer, so z. B. im Cerebellum des Karpfens anterograd und retrograd nur 1 mm pro Tag (Luiten 1975b), während bei Säugern bis zu 432 mm pro Tag gemessen wurden (Ratte, visuelles System, Mesulam und Mufson 1980).

An HRP-Applikationstechniken werden bei Wirbeltieren verwendet : Einbringen ins intakte Gewebe durch Einstechen, Implantation oder Injektion, sowie Applikation auf durchtrennte Axone (Zusammenfassung : Alheid et al. 1981; Aschoff und Schönitzer 1982; Jones und Hartman 1978; Kristensson 1975; LaVail 1975, 1978; Mesulam 1982; Spencer et al. 1978; Warr et al. 1981; Wässle und Hausen 1981).

Aufbringen von HRP auf durchtrennte Axone wurde bisher bei Wirbeltieren nur in einigen Untersuchungen verwendet und es liegen entsprechend wenige Erfahrungen über diese Methode vor (Adams 1977, 1979; Adams und Warr 1976; Anderson et al. 1979; Beattie et

al. 1978; Bunt et al. 1975; DeVito et al. 1974; Finger 1976; Frank et al. 1980; Furstman et al. 1975; Gobel und Falls 1979; Grant et al. 1979; Halperin und LaVail 1975; Herkenham und Nauta 1977; Kalia und Mesulam 1980; Kristensson und Olsson 1974, 1975, 1976; Lund et al. 1975; Malmgren und Olsson 1979; Mesulam und Brushart 1979; Neuhuber und Niederle 1980; Oldfield und McLachlan 1977; Oppenheim und Heaton 1975; Proshansky und Egger 1977; Scalia und Colman 1974; Zemlan und Pfaff 1979). Die Verhältnisse sind kompliziert, da dem anterograden und retrograden Transport nach HRP-Aufnahme durch Axonschnittstellen wahrscheinlich unterschiedliche Mechanismen zugrundeliegen. Während retrograd ein aktiver Transport erfolgt, bewegt sich die HRP anterograd vermutlich größtenteils durch passive Diffusion (Mesulam 1982).

Die Durchtrennungsmethode ist wegen des langen OT bei der Untersuchung des olfaktorischen Systems des Zwergwelses besonders günstig. Auch beim folgenden Vergleich der einzelnen relevanten Parametern zeigt sie in vielen Punkten deutliche Vorteile:

(1) Geschwindigkeit des retrograden und des anterograden HRP-Transports : Bei Teleosteen gibt es bisher keine Angaben über Transportgeschwindigkeit nach Aufbringen von HRP auf durchtrennte Axone. Beim Zwergwels waren bereits 83 Stunden nach der Applikation auf den durchtrennten OT und Transport über 26 mm (d.h. Applikation direkt am OB) Somata in der Vorderhirnhemisphäre deutlich markiert (Tab.1, S.19). Dies ergibt eine retrograde HRP-Transportgeschwindigkeit von mindestens 7,5 mm/Tag. Für den anterograden Transport kann man eine Geschwindigkeit von circa 3,6 mm/Tag abschätzen (Tab.1, Überlebenszeit von 80 Stunden, Laufstrecke circa 12 mm), da in diesem Versuch die Fasern nur am Rostralpol der Vorderhirnhemisphäre markiert waren, aber noch nicht im caudalen Bereich.

Dieser Befund spricht deutlich für zwei unterschiedliche

Transportmechanismen bei dieser speziellen Versuchstechnik. Ein Vergleich dieser Ergebnisse mit anderen Wirbeltieren ist bisher nicht möglich, da entsprechende Daten fehlen. Einerseits wurde anterograder und retrograder Transport bei Versuchen verglichen, bei denen HRP ins intakte Gewebe eingebracht wurde (Luiten 1975b; Hansson 1973). Andererseits wurden Versuche mit Durchtrennung mit solchen, bei denen HRP ins intakte Gewebe eingebracht wurde, verglichen, dann aber nur bezüglich des retrograden Transports (Halperin und LaVail 1975; Kristensson und Olsson 1974).

Bei Injektion von HRP ins intakte Nervengewebe des Cerebellums konnte beim Karpfen kein Unterschied zwischen retrograder und anterograder Transportgeschwindigkeit festgestellt werden (Luiten 1975b). Auch bei Ratten und Mäusen wurde unter ähnlichen Bedingungen in beiden Richtungen gleiche Transportgeschwindigkeit gefunden (Hansson 1973). Es könnte jedoch sein, daß durch eine weniger sensitive histochemische Methodik (DAB statt TMB als Chromogen) gleiche Transportgeschwindigkeit nur vorgetäuscht wurde (Mesulam und Mufson 1980).

Bei Mäusen (Kristensson und Olsson 1974) und beim Haushuhn (Halperin und LaVail 1975) wurde gezeigt, daß der retrograde HRP-Transport nach Injektion ins intakte Gewebe langsamer erfolgte als nach Durchtrennung der Nerven.

Im Gegensatz zu den erwähnten Versuchen von Luiten (1975b) konnte ich beim Einbringen von HRP in den OB nur retrograden Transport erhalten, deren Geschwindigkeit nicht näher untersucht wurde. Da bei derartigen Versuchen nie sicher ist, inwieweit die verschiedenartigen Injektionselektroden das Gewebe verletzten, könnte der Unterschied zwischen der Ergebnisse von Luiten (1975b) und meinem Befund methodisch bedingt sein.

Bei der großen art- und methodenbedingten Vielfalt der Parameter liegt derzeit nicht genügend Material vor, um die Absolutwerte der

retrograden und anterograden Transportgeschwindigkeit bei Wirbeltieren zu vergleichen. Die beim Zwergwels gefundenen unerwartet hohen Geschwindigkeiten nach Durchtrennung sind jedenfalls für neuroanatomische Arbeiten sehr günstig und sprechen für eine breitere Anwendung dieser Methode.

(2).Begrenzung der HRP-Laufstrecke : An Säugern wurde festgestellt, daß die anterograde Diffusion der HRP nach Applikation auf verletzte Axone nur über eine Strecke von 10 bis maximal 25 mm hinweg erfolgt, was die Anwendbarkeit der Methode einschränkt (Proshansky und Egger 1977; Light und Perl 1979). Beim Zwergwels wurde anterograde Markierung nur bis zu 15 mm beobachtet (Tab.1). Die Ergebnisse aus denjenigen Versuchen, bei denen die HRP-Laufstrecke den ganzen oder 3/4 des OT umfaßt, können auch so interpretiert werden, daß die HRP einfach nicht mehr weiter in die Vorderhirnhemisphäre diffundieren konnte (Tab.1, S.19).

(3).Haltbarkeit der Markierung : Die Intensität der HRP-Markierung ist von einer entsprechenden Überlebenszeit des Versuchstieres abhängig (Broadwell 1975; Dennis und Kerr 1976; Finger 1978; Fuller et al. 1979; Furstman et al. 1975; Hedreen und McGrath 1977; Holländer und Vanegas 1977; Kim und Strick 1976; LaVail und LaVail 1974,1975; Luiten 1975b,1981; Parent 1976; Price und Fisher 1978; Schroeder 1981; Streit und Rubi 1977; Westrum et al. 1980), und auch die Dichte der axonalen Terminalfelder, von denen die HRP aufgenommen wird, spielt eine wichtige Rolle für die Qualität der retrograden Markierung (Jones 1975; Jones und Leavitt 1974).

Die Überlebenszeit spielt bei den verschiedenen HRP-Techniken offenbar eine unterschiedliche Rolle. Beim Zwergwels wird die retrograde Markierung bei Applikation ins intakte Gewebe bei einer Überlebenszeit von länger als 212 Stunden allmählich abgebaut (Tab.1). Dagegen war beim HRP-Transport in durchtrennten Axonen selbst nach 18 tägiger Überlebenszeit keine Veränderung der retrograden bzw. anterograden Markierung feststellbar. Vergleichbare

Untersuchungsergebnisse sind vom Kaninchen (Kristensson und Sjöstrand 1972) bekannt; beim Haushuhn (Halperin und LaVail 1975) ist die Markierung dagegen bei Injektion ins Gewebe beständiger.

(4).Qualität der Markierung : Das Maximalziel, bei experimentellen Untersuchungen eine Golgi-ähnliche Anfärbung zu erzielen, läßt sich bei extrazellulärer Applikation nur schwer erreichen. Die Immunoperoxidase-Färbungstechnik (Sofroniew und Schrell 1980) ist außerordentlich aufwendig. Nicht-intrazelluläre HRP-Injektion ins Gewebe führt nur in Ausnahmefällen zum Erfolg, z.B. bei extremen kurzen Überlebenszeiten direkt an der Injektionsstelle im visuellen Cortex der Katze (Vanegas et al. 1978; Holländer und Vanegas 1981). Dagegen bringt die Applikation von HRP auf durchtrennte Fasern bei Säugern neuerdings gute Anfärbung der Dendriten (Adams 1977,1979,1981; Keefer 1978 und Keefer et al. 1976,1980). In dieser Arbeit wurde dieses Verfahren erstmals für einen Fisch modifiziert.

Zusammenfassend muß man davon ausgehen, daß dem HRP-Transport in jedem der vier Fälle (retrograder Transport in durchtrennten bzw. intakten Fasern und anterograder Transport in durchtrennten bzw. intakten Fasern) unterschiedliche Mechanismen zugrundeliegen. Da die Sichtbarkeit der Färbung von der Menge des vorliegenden Reaktionsprodukts abhängt, und diese zeitlich von der Art des Transports mitbestimmt wird, sind also in Abhängigkeit von der Methode neuroanatomisch verschiedene Ergebnisse zu erwarten. Zusätzlich wird das Bild dadurch kompliziert, daß die Verhältnisse von Tierart zu Tierart und in verschiedenen Geweben unterschiedlich sind.

4.2.2.HRP-Durchtrennungsmethode im Vergleich mit Degenerationsmethode und autoradiographischer Technik bei Fischen

Die zuverlässigste Degenerationsmethode ist die Fink-Hei-

mer-Methode (Fink und Heimer 1967). Ursprünglich für Untersuchungen im ZNS von Säugetieren entwickelt und für verschiedene weitere Vertebratengruppen modifiziert (Ebbesson 1970) wurde sie schließlich auch für die Untersuchung der olfaktorischen Afferenzen bei Fischen eingesetzt (Ebbesson und Heimer 1970; Finger 1975; Ichikawa 1975; Ichikawa und Ueda 1978; Ito 1973; Scalia und Ebbesson 1971). Ihre Anwendung bei Teleosteen bringt jedoch folgende Nachteile mit sich : (1).Die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse ist nicht gewährleistet, wenn nicht die optimale Überlebenszeit und die optimale Wassertemperatur für die betreffende Teleosteer-Gattung exakt bestimmt und eingehalten werden (Luiten 1975a) und (2).ist das Versuchsergebnis oft schwer zu interpretieren, da die Mikroelektrode durch Verletzung des Gewebes auch nicht-spezifische Faserdegenerationen verursacht (Luiten 1975b). Auch der Anwendung der autoradiographischen Methode sind bei Teleosteen Grenzen gesetzt; der Abstand zwischen Injektionsort und der zu untersuchenden Stelle ist oft zu gering (Davis et al. 1981), außerdem ist diese Technik sehr zeitraubend (Bass 1981b; Davis et al. 1981; Thies und Rahmann 1976).

Demgegenüber ist für die HRP-Durchtrennungstechnik bei Teleosteen nur der Faktor Überlebenszeit maßgeblich und auch dieser nur insoweit als die minimale Zeitspanne ermittelt werden muß, innerhalb derer die HRP das Markierungsgebiet erreicht. Hinzu kommt ein weiterer Vorteil. Während mit der Degenerations- und der autoradiographischen Technik im allgemeinen nur Projektionsbahnen und deren Endigungsgebiete bestimmt werden können, erlaubt es die HRP-Durchtrennungstechnik, gleichzeitig Terminal- und Ursprungsgebiete zu markieren (Abb.30) und damit Form und Lage von Neuronen innerhalb und außerhalb von Terminalfeldern zu untersuchen. Das Verfahren ermöglicht es zudem, die synaptischen Verbindungen zwischen Afferenzen und Efferenzen elektronenmi-

makroskopisch unmittelbar zu bestimmen.

Die HRP-Durchtrennungstechnik dürfte also bei Teleosteen in allen Fällen, wo die anatomische Verhältnisse es erlauben, die geeignete Methode sein, wenn es darum geht, die neuronalen Verbindungen zwischen separaten Gehirnstrukturen zu untersuchen.

4.2.3. Beziehung zwischen Chromatolyse und retrogradem Transport in durchtrennten Axonen

Bei den sehr langen Überlebenszeiten bis zu 18 Tagen beim Zwergwels erhebt sich die Frage, ob HRP-Markierung und Chromatolyse miteinander interferieren könnten. Im peripheren Nervensystem tritt Chromatolyse nach Axonläsion immer auf, im zentralen Nervensystem nicht immer (Lieberman 1971, 1974). Es ist noch nicht bekannt, welcher biochemische Mechanismus die retrograde Reaktion auslöst, jedoch spricht vieles dafür, daß die Auslösung mit dem retrograden axonalen Transport in Verbindung steht (Bisby 1980). Einer der möglichen Mechanismen ist, daß die Veränderung des retrograden axonalen Makromolekültransports die Signale für die Chromatolyse liefert (Kristensson und Olsson 1976). Für eine solche Auslösung kommen auch retrograd transportierte HRP-Moleküle in Frage. Dazu wurden die Ergebnisse aus HRP-Experimenten und dem Axonläsionexperiment verglichen. Retrograd transportierte HRP ist bei 25 mm Laufstrecke nach 80 Stunden im Soma zu erkennen (Tab.1, S.19), während bei entsprechenden Verhältnissen nach gleicher Überlebenszeit noch keine Chromatolyse sichtbar war (Kap.2). Die Ankunft der HRP im Zellkörper geht also dem Beginn der retrograden Reaktion voraus, mit einer gegenseitigen Beeinflussung von Anfärbung und Chromatolyse muß also schon bei den kürzesten Überlebenszeiten gerechnet werden. Welche Art dieser Interferenz ist und ob Chromatolyse unter den gegebenen Bedingungen überhaupt auftritt ist unbekannt.

4.3. Neuroanatomische Ergebnisse der HRP-Experimente

4.3.1. Ursprungsgebiete der zentrifugalen Fasern

Die Ursprungsgebiete der olfaktorischen zentrifugalen Fasern wurden bei Teleosteen experimentell erstmals von Oka (1980) am Goldfisch, Ebbesson et al. (1981) am Piranha und Bass (1981c) an *Ictalurus punctatus* untersucht. Bei diesen Untersuchungen wurde dem Goldfisch Primulin, den beiden anderen Fischen HRP in einen OB injiziert. Die Somata der retrograd markierten Neurone fanden sich beim Goldfisch in zwei (Oka 1980), beim Piranha in fünf (Ebbesson et al. 1981) und bei *Ictalurus punctatus* in neun Kernbereichen (Bass 1981c) des ipsilateralen Vorderhirns. Nur bei *Ictalurus punctatus* waren zusätzlich Somata im kontralateralen OB markiert (Bass 1981c).

Ein Vergleich dieser Befunde mit meinen Ergebnissen wird dadurch erschwert, daß sich jeder der Autoren einer anderen Nomenklatur bediente und nur diejenige von Bass (1981c) mit der hier gewählten übereinstimmt.

(1). Ursprungsgebiet im kontralateralen OB : Die Existenz einer direkten interbulbaren Verbindung bei Teleosteen war bereits nach Beobachtungen an Normalmaterial postuliert worden (Goldstein 1905; Holmgren 1920; Osborn 1887). Der experimentelle Nachweis einer direkten Faserprojektion gelang dann beim Piranha (HRP-Technik, Ebbesson et al. 1981) und beim Goldfisch (Degenerationsmethode, Ichikawa und Ueda 1979). Die Somata interbulbar projizierender Neurone wurden erstmals bei *I. punctatus* (Bass 1981c) und *I. nebulosus* (Abb. 25) in der Mitralzellschicht (ungefähr entsprechend dem Außenbereich) gefunden. Die Anzahl der Zellen war beim Zwergwels wie beim Goldfisch (Ichikawa und Ueda 1979) gering. Diesen Befunden zur direkten interbulbaren Verbindung stehen Untersuchungen gegenüber, die es wahrscheinlich machen, daß bei

Teleosteen noch ein zweiter, synaptischer Verbindungsweg besteht (Döving und Gemne 1966; Hara und Gorbman 1967; Oka 1980; Sheldon 1912).

(2). Ursprungsgebiete in der Vorderhirnhemisphäre : Meine Befunde zeigten, daß retrograd markierte zentrifugale Neurone nur in der ipsilateralen Vorderhirnhemisphäre auftreten. Dieses Ergebnis stimmt mit den Beobachtungen von Bass (1981c), Ebbesson et al. (1981) und Oka (1980) überein. Ebbesson et al. (1981) weisen darauf hin, daß ihre Ergebnisse beim Piranha den Befunden beim Goldfisch (Oka 1980) gleichen, geben jedoch keine nähere Beschreibung. Bei allen drei Arten sind Neurone sowohl in der Area ventralis telencephali (V) als auch in der Area dorsalis telencephali (D) markiert.

Innerhalb V lassen sich beim Goldfisch nur vier (Oka 1980), bei den Welsarten dagegen acht zytoarchitektonische Unterbereiche unterscheiden. *Ictalurus nebulosus* und *Ictalurus punctatus* verhalten sich nahezu identisch (Unterschiede im Feinbau s. S.33). Die zentrifugalen Neurone treten in V bei beiden Welsen in jeweils vier der acht Kerngebiete auf. Übereinstimmende Kerngebiete sind: lateraler Teil von Vn, dorsaler Teil von Vv und Vd-d. Abweichende Lage der Ursprungsgebiete findet sich im Vs (*I. nebulosus*) bzw. lateral von Vs (*I. punctatus*). Beim Goldfisch liegen die zentrifugalen Neurone im Ventralbereich, einem Bereich, der lagemäßig dem medioventralen Ursprungsgebiet (Vd-d) bei den Welsen gut entspricht, der aber entsprechend der geringen Differenzierung von Oka (1980) global als Vd bezeichnet wurde.

Ähnliches gilt für D. Auch hier liegen die zentrifugalen Neurone beim Goldfisch nur in einer Regio, nämlich Dlv, während sie beim Zwergwels mit vier (Dl, Dp, Dc und Dm), bei *Ictalurus punctatus* mit fünf (DPr, DPc, DC2, DC3 und DM) Kernbereichen überlappen. Die

Regio Dlv des Goldfisches entspricht den Regionen DPr, DPc und DC3 von *Ictalurus punctatus* und den Regionen D1, Dp und Dc von *Ictalurus nebulosus*.

Die wesentlichen Unterschiede zwischen dem Goldfisch und den Ictaluridae lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

(1). Im rostralen Vorderhirn liegen zentrifugale Neurone nur bei Ictaluridae.

(2). Beim Goldfisch liegen die zentrifugalen Neurone vor der AC nur in der Area V, hinter der AC in der Area D. Bei den beiden Ictalurusarten dagegen treten diese Neurone vor der AC sowohl in V als auch in D auf. Hinter der AC liegen sie wie beim Goldfisch nur in der Area D.

(3). Die bei *Ictalurus punctatus* in den Regionen DC2 und DM und bei *I. nebulosus* in Dm und dem dorsalen Teil der Dc liegenden zentrifugalen Neurone fehlen beim Goldfisch.

Räumliche Codierung von Geruchsqualitäten ist bei vielen Wirbeltieren untersucht worden (Adrian 1950, 1953; Döving und Thommesen 1979; Döving et al. 1980; Jourdan et al. 1980; Kauer und Moulton 1974; Land 1973; Land und Shepherd 1974; Leveteau und MacLeod 1966; Moulton 1967, 1976; Mozell 1954, 1964; Pinching und Döving 1974; Sharp et al. 1977; Skeen 1977; Stewart et al. 1979; Thommesen 1976, 1978; Thommesen und Döving 1977), jedoch beschränken sich diese Arbeiten auf die primären und sekundären olfaktorischen Zellen in der Mucosa und im OB. Es bleibt eine ungelöste Frage, wie die beobachtete Aufgliederung der tertiären olfaktorischen Neurone auf mehrere getrennte Gebiete im Vorderhirn mit den hochdifferenzierten olfaktorischen Fähigkeiten der Welse verknüpft ist (Todd et al. 1967). Vielleicht spiegelt die eindeutig geringe Differenzierung dieser Gehirnteile beim Goldfisch wieder, daß dort der Geruchssinn, soweit bekannt, im

sozialen Kontext keine Rolle spielt.

4.3.2. Zellformen

Die morphologischen Charakteristika der Neurone im Vorderhirn von Teleosteen wurden bisher mit Hilfe zweier Färbungsverfahren untersucht: (1). Mit der Golgi-Technik, die zwar die Zellformen vollständig darstellt, aber nur 1-10% (Scheibel und Scheibel 1978) der Zellen im Untersuchungsbereich erfaßt. (2). Mit der HRP-Technik, die, spezifisch modifiziert, Zellbilder ergibt, die denen einer Golgifärbung nahekommen. Hiermit gelingt die gezielte Markierung ganzer Neuronenpopulationen im Untersuchungsbereich.

In der vorliegenden Arbeit wurden mit der modifizierten HRP-Technik bei zentrifugalen olfaktorischen Neuronen fünf Klassen von Zellformen in verschiedenen Vorderhirnkernen bestimmt (Tab.2, S.23). Ein Vergleich dieser Zellformen mit entsprechenden Befunden anderer Autoren ist aus mehreren Gründen nicht möglich: In den Untersuchungen mit HRP (Bass 1981c; Ebbesson et al. 1981) fehlen ausreichende Angaben zur Morphologie der markierten Zellen; aus den Golgi-Arbeiten kann weder die Funktion der gefärbten Neurone noch ihre Zugehörigkeit zum olfaktorischen System erschlossen werden; in den meisten Studien ist die Nomenklatur der Kernbereiche, in denen Zellen erfaßt wurden von der hier verwendeten verschieden; zudem beschränkten sich die meisten Autoren darauf, nur Zellen bestimmter Kerngebiete zu beschreiben, während andere Kerne unberücksichtigt blieben; schließlich wurden mit der hier verwendeten HRP-Methode die Dendriten nur unvollständig markiert und es konnte nicht überprüft werden, inwieweit das Fehlen von Spines methodisch bedingt war.

Insgesamt kann festgehalten werden, daß bei den Ictaluridae häufig mehrere Zellformen pro Kerngebiet vorkommen. Neben den hier

ermittelten, liegen folgende Befunde vor : Bei *Ictalurus punctatus* wurden HRP-markierte zentrifugale Neurone in verschiedenen Kernen der D und V gefunden (Bass 1981c). Der Autor gibt zumindest für D an, daß sich die Zellen in der morphologischen Erscheinung unterscheiden, beläßt es allerdings bei der Beschreibung, daß die Neurone der Regio DC3 medial groß (mittlerer Durchmesser : 11,25 μm) und multipolar, lateral dagegen klein (mittlerer Durchmesser : 7 μm) sind und die Zellen aus DC2 und DM ebenfalls geringe Größe haben. Mit der Golgi-Methode wurden am selben Tier Zellformen aus vier Kernbereichen untersucht, von denen Dc, Dm, Dl und den von Bass (1981a) und mir entsprechend bezeichneten Regionen, Dlp aber der Regio Dp von *Ictalurus nebulosus* entspricht. Danach finden sich in Dm kleine multipolare Zellen, deren Dendriten sich vornehmlich zentralwärts ausrichten; Dl enthält multipolare Zellen, deren Dendriten entweder sämtlich direkt dem Soma oder teilweise aus einen starken Dendritenast entspringen; Dc enthält große multipolare spinetragende Neurone; im Dlp (Dp) schließlich wurden drei Zelltypen beobachtet : Zellen mit flaschenförmigem Soma, multipolare Zellen und Spindelzellen (Schroeder 1980). Bei *Ictalurus nebulosus* wurden, ebenfalls mit Golgi-Technik, zwei Kernbereiche untersucht (Dl und NT), die beide nach der hier verwendeten Nomenklatur der Regio Dp entsprechen. Darin fanden sich fünf Zelltypen : ein zangenähnlicher Zelltyp, ein spinetragende "comb-like" Zelltyp, spinetragende gegabelte Zellen; spinetragende multipolare und spinetragende bipolare Zellen (Finger 1975).

Demgegenüber liegen für andere Teleostee unterschiedliche Befunden vor (Tab.6, S.49), die größtenteils nicht vergleichbar sind, da die untersuchten Regionen (wie z.B. Vd und Dlv, Oka 1980; bzw. Vd und Dp, Bannister 1973) jeweils mehrere Kerngebiete beinhalten (s. Kap.4.3.1).

Tab.6: Zellformen in der Vorderhirnhemisphäre bei Teleosteen (außer Ictaluridae). Jeweilige Nomenklatur der Autoren, die nach Nieuwenhuys (1963) geringfügig modifiziert ist.

 Untersuchte Zellformen bzw. -größe
 Hirn-Bereiche

Bannister(1973)/Elritze/schnelle Golgi-Methode

D.m.1.	Spines, 3 oder mehr Hauptdendriten, ellipsoi- des Dendritenfeld
D.m.2.	ähnlich D.m.1., hemisphärisches Dendri- tenfeld
D.d+1.	ähnlich D.m.2.
D.p.	a).flaschenförmig, b).bipolar, c).unipolar, Spines
D.c.	ähnlich D.d+1., groß, sternförmige Dendri- tenausdehnung
V.d.	klein, 2 - 3 Dendriten tangential oder dor- solateral orientiert
V.v.	flaschenförmig, lateral orientierte Dendriten

 Ito(1973)/Karpfen/schnelle Golgi-Methode

Dm, Dd, D1	ca. 18 μ m, multipolar. Nur D1: mehr Spines, weiterreichendes Dendritenfeld
Dlp	ca. 15 μ m, kurze Dendriten, wenige Spines, multipolar
Dc	ca. 30 μ m, Spines, multipolar
Vd, Vv, V1	ca. 10 μ m, wenige, kurze Dendriten mit wenigen Spines

 Ichikawa(1975)/Goldfisch/Golgi-Cox, Nissl Methoden

Dm	7,4 $\pm$ 0,71 μ m, multipolar
Dd	6,3 $\pm$ 0,97 μ m, multipolar
D1	8,8 $\pm$ 1,26 μ m, Spines
Dc	13,4 $\pm$ 2,1 μ m, stark spinebesezt, dicke Dendriten
V (medial)	6,1 $\pm$ 1,2 μ m

=====

Untersuchte	Zellformen bzw. -größe
Hirn-Bereiche	

=====

Turowski und Danner(1977)/Salmo/schnelle Golgi, Golgi-Cox, Golgi-Kopsch-Methode

=====

- | | |
|------|--|
| D.m. | in Ventrikelnähe: viele Spines, büschelförmig, ventrikelfern: a).pyramidenähnlich - ein Hauptdendrit, b).sternförmig - drei oder mehr Dendriten vom Zellsoma abgehend, c).gabelförmig - zwei Hauptdendriten und ein oder mehr Nebendendriten |
| D.d. | in Ventrikelnähe: groß, büschelförmig, lange Dendriten mit vielen Spines
ventrikelfern: a).sternförmig, b).bipolar-pyramidenförmig |
| D.l. | präcommissural : klein, kurzdendritisch und a).sternförmig, b).pyramidenförmig, c).gabelförmig, postcommissural : weniger Spines als in D.m. und D.d. |
| D.c. | groß, lang verzweigte, büschel- oder sternförmig orientierte Dendriten |
| V.v. | klein, büschelförmig, Primärdendriten mit wenigen Spines |
| V.d. | ähnlich V.v. aber etwas größer und dendritenreicher |
- =====

Oka(1980)/Goldfisch/Nissl, Golgi-Methode

=====

- | | |
|-----|--|
| Vd | klein (weniger als 10 μ m), rund, wenig entwickelte Dendriten mit wenigen oder keinen Spines |
| Dlv | ähnlich wie Vd |
- =====

Die Verteilung der Zelltypen in den Ursprungsgebieten der zentrifugalen Fasern (Tab.2, s. S.23) ist sehr unterschiedlich. Z. B. treten in Vd-d nur spindelförmige Zellen auf, während alle fünf Typen von efferenten Neuronen in Dc repräsentiert sind.

Die verschiedenen Typen der in der Mucosa olfactoria der Wirbeltiere auftretenden Rezeptorzellen sind ähnlich heterogen verteilt (Daval et al. 1970; Gesteland et al. 1965; Getchell und Shepherd 1978a, 1978b; Holley und Döving 1977; Holley et al. 1974; Mustaparta 1971; Thommesen und Döving 1977). Die Rolle dieser Zelldifferenzierung in einem so kleinen Bereich der Vorderhirnhemisphäre wie Dc ist ungeklärt und es ist derzeit nicht möglich, aus der Parallelität im Differenzierungsmuster in Mucosa (Kauer 1980) bzw. Vorderhirn weitergehende Schlüsse zu ziehen.

Abschließend sei noch darauf hingewiesen, daß alle für Teleostee beschriebenen Vorderhirn-Neurone bzgl. ihrer Form große Ähnlichkeiten aufweisen. Betrachtet man zu ihrer Klassifizierung nur die Hauptparameter Größe, Somaform, Dendriten-Anzahl und Dendriten-Ursprung, so lassen sich nahezu alle Zellen den fünf Zellklassen zuordnen, die für *Ictalurus nebulosus* aufgestellt wurden. Wie aus den Golgi-Arbeiten hervorgeht, zeigen die Neurone jedoch weitere Spezialisierungen, die letztlich ausschlaggebend sind. Zellformen können nur dann sinnvoll anhand der erwähnten einfachen Hauptparameter verglichen werden, wenn es sich um Zellen gleicher Lage im Gefügesystem (z.B. efferente Neurone im ipsilateralen Dc) handelt. Fehlt eine solche Information, müssen zusätzliche Neuronencharakteristika wie Spinebesetzung, Orientierung der Dendriten und Ausdehnung des Dendritenfeldes mitberücksichtigt werden.

4.3.3. Olfaktorische Bahnen zwischen OB und Vorderhirnhemisphäre bei Knochenfischen

Erst in den letzten Jahren ist es gelungen, in groben Umrissen zu erkennen, welche efferenten und afferenten Bahnen mit dem OB der Knochenfische verknüpft sind. An Efferenzen wurden bisher Projektionen aus der ipsilateralen Vorderhirnhemisphäre und aus dem kontralateralen OB gefunden. Afferenzen endigen bei den wenigen bisher untersuchten Arten in übereinstimmenden Zonen des kontralateralen OB, der beiden Vorderhirnhemisphären und im Mittelhirn (Bass 1981b; Davis et al. 1981; Ebbesson et al. 1981; Finger 1975; Ichikawa 1975; Ito 1971; Oka 1980; Scalia und Ebbesson 1971; Kap. 4.3.4. der vorliegenden Arbeit).

Seit dem Befund von Döving und Selset (1980) verdient auch die Frage nach dem Verlauf der Afferenzen im OT Aufmerksamkeit, da offensichtlich einzelne Unterbündel des OT beim Kabeljau in sehr spezifischer Weise verschiedene komplexe Verhaltensleistungen (z.B. Fressverhalten) vermitteln. Informationen über den Verlauf dieser Bahnen stehen aus neuroanatomischen und neurophysiologischen Arbeiten zur Verfügung, die sich jedoch z.T. zu widersprechen scheinen. So finden Ichikawa und Ueda (1979) beim Goldfisch in einer Degenerationsstudie, daß die Efferenzen zum OB durch MOT und LOT gleichermaßen verlaufen. Dies stimmt mit den elektrophysiologischen Untersuchungen von Döving und Gemne überein (1966), die nach Einzeldurchtrennung von MOT und LOT zu demselben Schluß gelangten.

Im Gegensatz dazu stehen die Untersuchungen von Oka (1980) der nach Primulin-Injektion in den OB des Goldfisches immer dann keine Markierung des Vorderhirns erhielt, wenn der MOT durchtrennt wurde, und daraus schloß, daß die Efferenzen allein über den MOT laufen. Ähnliche Ergebnisse erhielten Hara und Gorbman (1967) mit elektrophysiologischer Methodik beim Goldfisch. Auch die über 70

Jahre alte Golgi-Studie von Sheldon (1912) beschreibt efferente Axone nur im MOT. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen ebenfalls eindeutig, daß beim Zwergwels caudal der Durchtrennungsstelle Efferenzen nur in einem Bündel des MOT, dem GMOT, verlaufen.

Es ist natürlich möglich, daß diese Unterschiede ganz oder teilweise artbedingt sind, wahrscheinlicher ist jedoch eine Möglichkeit, die bisher in der Literatur noch nicht diskutiert wurde und in Abb.31 zusammenfassend dargestellt ist. Ausgangspunkt ist die Tatsache, daß die Durchtrennungsstelle des OT in keiner der erwähnten Arbeiten genauer angegeben ist und daher möglicherweise auf verschiedenen Höhen liegt. Die gezogenen Schlüsse können sich jeweils nur auf den Teil des OT beziehen, der caudal der Schnittstelle liegt, da nicht ausgeschlossen werden kann, daß Fasern oder Kollateralen (Satou et al. 1979) rostral der Schnittstelle vom MOT in den LOT kreuzen oder umgekehrt. Ebenso ist sehr wahrscheinlich, daß in verschiedenen Teilen des OT Neurone des AON liegen (R. Wieser 1979; Morgan 1975), an denen efferente Fasern endigen. In diesem Falle ist selbstverständlich die genaue Lage der Schnittstelle (vor oder hinter den AON-Neuronen bzw. den Kreuzungspunkten der Fasern) von ausschlaggebender Bedeutung für das Ergebnis.

In Abb.31 ist diese Unsicherheit durch Einführung von Schaltelementen S symbolisiert. Jedes S kann insgesamt acht Schaltungseinheiten (mit oder ohne Kollaterale bzw. Schaltneuron) bedeuten. Jeweils eine solche Schaltstation kann im LOT, im MOT und im kontralateralen OT liegen. Es ist leicht einzusehen, daß die Durchtrennung der von den beiden efferenten Neuronen (im kontralateralen OB und in der ipsilateralen Vorderhirnhemisphäre) kommenden Wege in Abhängigkeit von der Lage der Schnittstelle zu den Schaltstellen völlig verschiedene Effekte haben kann. Weitere

Untersuchungen mit feinerer Methodik werden zeigen müssen, ob die gefundenen Unterschiede auf Artunterschieden beruhen oder methodisch bedingt sind. Für den Zwergwels kann jedenfalls nichts anderes behauptet werden als daß die efferenten Bahnen der Vorderhirnhemisphäre caudal der Schnittstelle (bei 1/4 OT Länge von der Vorderhirnhemisphäre) ausschließlich im GMOT verlaufen.

4.3.4. Endigungsgebiete olfaktorischer Fasern in den Hemisphären verschiedener Knochenfische

Dieser Teil des olfaktorischen Systems wurde bislang an acht Teleosteer-Arten mit drei verschiedenen Methoden untersucht : Mit der Fink-Heimer Methode (Bass 1981b, bei *Ictalurus punctatus*; Davis et al. 1981, bei *Macropodus*; Finger 1975, bei *Ictalurus nebulosus*; Ichikawa 1975 und Oka 1980, bei *Carassius*; Ito 1973, bei *Cyprinus*; Scalia und Ebbesson 1971, bei *Gymnothorax*), mit autoradiographischer Methode (Bass 1981b, bei *Ictalurus punctatus*; Davis et al. 1981, bei *Macropodus*; Thies und Rahmann 1976; bei *Scardinius*) und mit HRP-Markierung (Bass 1981b, bei *Ictalurus punctatus* und Ebbesson et al. 1981, bei *Serrasalmus*). Die Ergebnisse dieser Studien lassen sich wie folgt zusammenfassen :

(1). Die Terminalfelder olfaktorischer zentrifugaler Fasern sind in den Hemisphären des Telencephalon mehr oder weniger bilateral-symmetrisch angeordnet. Die Topographie der Felder scheint bei den untersuchten Arten ähnlich zu sein; für die Rotfeder (*Scardinius*, Thies und Rahmann 1976) fehlen entsprechende Angaben. Derzeit ist eine vergleichende Darstellung der Terminalfeld-Topographien nicht möglich, da nur Bass (1981b) und Davis et al. (1981) eine genaue Beschreibung der Kernbereiche liefern und eine interpretierbare Nomenklatur fehlt.

(2). Die Fasern vom ipsilateralen OB endigen stets dichter als die der gegenüberliegenden Seite, nur ein kleiner Teil der Axone projiziert über die Kommissuren nach kontralateral. Die Terminalen liegen dort in Bereichen, die zu den ipsilateralen Terminalfeldern symmetrisch sind. Der kontralaterale Input ist bei den verschiedenen Teleosteen unterschiedlich stark ausgeprägt. : Nur bei *Ictalurus*, *Gymnothorax* und *Serrasalmus* werden alle Terminalfelder einer Hemisphäre beidseitig innerviert; dabei ist die Menge der kontralateral endigenden Fasern wesentlich geringer als die der ipsilateralen. Bei *Macropodus* werden sechs von zehn, bei *Cyprinus* zwei von acht Kernbereichen und bei *Carassius* eines von drei Terminalfeldern beidseitig innerviert.

(3). Für vier der untersuchten Arten (*Ictalurus nebulosus*, *I. punctatus*, *Macropodus* und *Serrasalmus*) wird ein weiteres, zentral gelegenes Terminalfeld im Diencephalon beschrieben, in dem Faserzüge aus beiden OB endigen (Finger 1975; Bass 1981b; Davis et al. 1981; Ebbesson et al. 1981 und die vorliegende Arbeit).

(4). Bei vier der untersuchten Arten (*Gymnothorax*, *Ictalurus punctatus*, *Macropodus* und *Serrasalmus*) wurden Terminalen interbulbärer Fasern im kontralateralen OB gefunden.

Für eine Diskussion meiner Ergebnisse beschränke ich mich auf die Befunde bei *Ictaluridae*.

(1). Terminalfelder im Telencephalon : Sowohl bei *Ictalurus nebulosus* als auch bei *I. punctatus* befinden sich in jeder Hemisphäre drei Terminalfelder. Meine Befunde weichen von den Beobachtungen von Finger (1975) an *I. nebulosus* und Bass (1981b) an *I. punctatus* nur in wenigen Punkten ab. Das mediale Terminalfeld war bei meinen Tieren etwas größer als von Finger (1975) dargestellt, was vermutlich auf der verschiedenen Methodik (HRP-

statt Degenerationsmethode) beruht. Nach Finger (1975) wird dieses Feld nur vom MOT innerviert. Meine Untersuchungen dagegen zeigten, daß auch der LOT zum medialen Terminalfeld projiziert, die Zahl der Fasern ist jedoch gering, ähnlich wie bei *I. punctatus* (Bass 1981b). Ferner konnten folgende Befunde von Finger (1975) und Bass (1981b) bestätigt werden : Die Axonterminalen dringen nicht in den Kern Vd-v ein, sondern umgeben ihn als dichtes Terminalfeld; das laterale und das zentroposteriore Terminalfeld werden sowohl vom MOT als auch vom LOT innerviert, die Lage der beiden Felder in der Vorderhirnhemisphäre deckt sich annähernd mit der Darstellung der beiden Autoren.

(2).Terminalen im Diencephalon : Meine Beobachtungen bzgl. des zentralen Terminalfeldes im Diencephalon decken sich mit den Befunden von Finger (1975) und Bass (1981b). Bei *Ictalurus punctatus* wurden zusätzlich olfaktorische Terminalen in der Area präoptica gefunden (Bass 1981b) die jedoch bei *I. nebulosus* weder von Finger (1975) noch von mir nachgewiesen werden konnten.

(3).Interbulbare Verbindung : Bei *Ictalurus nebulosus* besteht eine interbulbare Verbindung (Kap.3.2.2); im OB von *I. punctatus* umfaßt das Terminalfeld dieser Fasern den Zentralbereich und die Mitralzellschicht (Bass 1981b), bei *I. nebulosus* konnte ihr Verlauf bis in den Zentralbereich des OB verfolgt werden; die Terminalen ließen sich jedoch nicht mit Sicherheit bestimmen.

4.3.5.Die Bedeutung der Befunde für das Verständnis des olfaktorischen Systems der Fische

Übereinstimmend findet sich bei den vier ausreichend untersuchten Teleosteer-Arten (Goldfisch, Piranha, *Ictalurus nebulosus* und *punctatus*) an vielen Stellen eine erhebliche Überlappung zwischen

den Ursprungsgebieten der zentrifugalen und den Endigungsgebieten der zentripetalen OT-Fasern. Damit existiert eine anatomische Basis für die aus elektrophysiologischen Daten abgeleitete Hypothese von Döving und Gemne (1965), nach der ein neuronales Rückkopplungssystem zwischen OB und Telencephalon vorhanden ist. Die biologische Bedeutung einer derartigen Rückkopplungsschleife dürfte sehr spezifisch mit olfaktorischen Diskriminationsvorgängen zusammenhängen. An anderen Stellen, wie z.B. in Dm liegen die markierten efferenten Neurone eindeutig außerhalb der afferenten Terminalfelder. Diese Neurone projizieren also zum ipsilateralen OB, empfangen ihren Input jedoch von anderen Gehirnteilen. Dies ist das anatomische Substrat für Verhaltensbeobachtungen, die nahelegen, daß der OB von anderen Hirnstrukturen in seiner Tätigkeit beeinflusst werden kann (Döving und Gemne 1965). Natürlich ist es nicht ausgeschlossen, daß auch die innerhalb der Terminalfelder gelegenen zentrifugalen Neurone von anderen Gehirnteilen moduliert werden.

In einigen Überlappungsgebieten zwischen zentrifugalen Ursprungsgebieten und den afferenten Terminalfeldern (im dorsalen Teil von Vv, Vd-d, Dc und Dp) liegen die Terminalendigungen besonders dicht, während die Anzahl der gefärbten zentrifugalen Neurone verhältnismäßig gering ist. Diese Befunde lassen darauf schließen, daß sich ein Teil der sekundären Riechfasern in der Vorderhirnhemisphäre unmittelbar mit Neuronen verbindet, die nicht zur Rückkopplungsschleife gehören. Durch diese Verschaltung können Signale vom OB direkt an andere sensorische bzw. motorische Systeme vermittelt werden.

Beim Kabeljau wurden mit elektrischer Reizung der vier OT-Unterbündel jeweils unterschiedliche Verhaltensmuster des Fisches ausgelöst (Döving und Selset 1980). Es ist schon lange

bekannt, daß der Geruchssinn bei Fischen für viele Verhaltensweisen, wie z.B. Nahrungssuche, Wanderung, Reviererkennung, Paarung, Fortpflanzung, Schreckreaktion und individuelles Erkennen von großer Bedeutung ist (Cooper und Hirsch 1982; v.Frisch 1941a,1941b; Göz 1941; Groves et al. 1968; Hasler und Wisby 1951; Heintz 1962; Herbert und Atema 1977; Jaski 1939; Parker 1910; Partridge et al. 1976; Pfeiffer 1963; Pipping 1926,1927; Powers und Clark 1943; Ramsay und Hasler 1961; Schutz 1956; Stacey und Kyle 1983; Tavalga 1956; Timms 1975; Todd et al. 1967; Walker und Hasler 1941; Wisby und Hasler 1954; Wrede 1932 und Wunder 1927). Die zuletzt erwähnte Verschaltungsmöglichkeit dürfte zu den direkten neuronalen Korrelaten dieser komplizierten Verhaltensweisen gehören.

5. VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN

AC	Commissura anterior	Op T	Tractus opticus
C	Cerebellum	OT	Tractus olfactorius
D	Area dorsalis telencephali	PM	Magnozellulärer Nucleus präopticus
Dc	Zentrale Zone der D	PP	Periventrikulärer Nucleus präopticus
Dd	Dorsale Zone der D	SN	Sekundäres Neuron
DI	Lateral Zone der D	sy	Sulcus ypsiliiformis
Dm	Mediale Zone der D	T	Vorderhirnhemisphäre
Dp	Posteriore Zone der D	Te Op	Tectum opticum
e	Sulcus externus	V	Area ventralis telencephali
Gl	Glomerulus	Vc	Zentraler Nucleus der V
GMOT	Dickes Unterbündel von MOT	Vd	Dorsaler Nucleus der V
GNT	Ganglienzelle des Nervus terminalis	Vd-d	Dorsaler Teil der Vd
IN	Interneuron	Vd-v	Ventraler Teil der Vd
KMOT	Dünnes Unterbündel von MOT	Vi	Mittler Nucleus der V
LOT	Tractus olfactorius lateralis	Vl	Lateraler Nucleus der V
MF	Myelinisierte Faser	Vn	'Nother Nucleus der V
MOT	Tractus olfactorius medialis	Vp	Postcommissuraler Nucleus der V
NT	Nucleus taeniae	Vs	Supracommissuraler Nucleus der V
OB	Bulbus olfactorius	Vv	Ventraler Nucleus der V
OM	Mucosa olfactoria	UF	Unmyelinisierte Faser
ON	Nervus olfactorius		

6. ZUSAMMENFASSUNG

1. Als Grundlage für die Markierungsexperimente mit HRP wurde zunächst der anatomische Aufbau des Vorderhirns beschrieben und ein zytoarchitektonischer Atlas (Abb. 9-21) der Vorderhirnhemisphäre erstellt.

a). Im OB existiert keine eindeutige Zellschichtung wie sie für viele höheren Wirbeltiere und manche Fische beschrieben wurde.

b). Da für einzelne Unterbündel des OT spezifische Funktionen postuliert werden (Döving und Selset 1980), wurde auf Semidünn- und Ultradünnschnitten ihre Struktur und Anzahl festgestellt. Hierbei ergab sich, daß der MOT aus zwei Unterbündeln besteht, während die Anzahl der LOT-Unterbündel zwischen drei und sieben variiert (Abb. 7). Alle OT-Unterbündel enthalten sowohl myelinisierte als auch unmyelinisierte Fasern (Abb. 8). Die Menge der unmyelinisierten Fasern im GMOT ist besonders groß.

c). In der Vorderhirnhemisphäre können zwei Hauptbereiche - Area ventralis telencephali (V) und Area dorsalis telencephali (D) - unterschieden werden. Die V ist in acht Gebiete - Vn, Vv, Vd, Vc, Vl, Vs, Vp und Vi - unterteilbar, während D aus sechs Gebieten - Dm, Dd, Dl, Dp, Dc und Nucleus Taeniae besteht.

2. Unter Verwendung einer neuen Kombinationsmethode (modifizierte Technik für HRP-Markierung und direkte Applikation auf durchtrennte Axone), wurden die Ursprungsgebiete und die zentrifugalen Projektionswege zum OB bestimmt. Die bislang bei Fischen nicht verwendete Kombination von HRP mit DAB und Kobaltchlorid erbringt bessere Resultate als die bisher gebräuchlichen Kombinationen. Die Applikation von HRP auf durchschnittenen Fasern ist der üblichen Injektion aus folgenden Gründen vorzuziehen :

a). höhere Transportgeschwindigkeit (Tab. 1), b). Unabhängigkeit von der Überlebenszeit durch irreversible Markierung (Tab. 1),

c).Golgi-ähnliche Zellmarkierung (Abb.27), d).gekoppelte retrograde und anterograde Markierung der im OT zusammengefaßten Leitungsbahnen, wodurch die Lagebeziehungen zwischen Ursprungs- und Terminalgebieten deutlich werden (Abb.30). Der Zeitverlauf der HRP-Markierung von Somata und Fasern wird untersucht und diskutiert.

- 3.Die Ursprungsgebiete der zentrifugalen Fasern liegen im Außenbereich des kontralateralen OB und in unterschiedlichen Kerngebieten der ipsilateralen Vorderhirnhemisphäre : a).lateral von Vn, b).im dorsalen Teil von Vv, c).in Vd-d, d).in Vs, e).im rostroventralen Teil von Dl, speziell in der Nähe des Sulcus externus, f).im lateralen Dm vor der AC-Ebene, g).in Dc und h).in Dp (Abb.24).
- 4.Die zentrifugalen Neurone projizieren nur durch das dickere MOT-Unterbündel (GMOT) zum OB; weder der LOT noch der KMOT enthalten caudal der Durchtrennungsstelle zentrifugale Fasern (Tab.3).
- 5.Mit der modifizierten Methode konnten erstmals bei Teleosteen die zentrifugalen Neurone mit HRP in Golgi-ähnlicher Form gefärbt werden und die zentrifugalen Neurone nach Form und Verteilung in acht Ursprungsgebieten der Vorderhirnhemisphäre beschrieben werden (Tab.2). Nach Soma- und Dendritenmerkmalen konnten die Neurone mit weniger Ausnahme fünf Zelltypen zugeordnet werden : a).spindelförmige Zellen, b).sternförmige Zellen, c).kaulquappenförmige Zellen, d).zangenförmige Zellen, e).zwiebel förmige Zellen (Abb.27).
- 6.Mit der modifizierten HRP-Methode konnten außerdem die Terminalfelder der sekundären olfaktorischen Neurone in der Vorderhirn-

hemisphäre dargestellt werden (Abb.30). Drei Hauptendigungsgebiete (das mediale, laterale und zentro-posteriore Terminalfeld) liegen bilateral im Telencephalon, ein weiteres Endigungsgebiet von geringer Ausdehnung im Diencephalon.

- 7.Folgende Ursprungsgebiete zentrifugaler Fasern überlappen mit den Terminalfeldern der zentripetalen Neurone : a).der dorsale Teil von Vv, b).Vd-d, c).Dc und d).Dp. Die übrigen Ursprungsgebiete liegen außerhalb der afferenten Terminalfelder.
- 8.Die Bedeutung der anatomisch nachgewiesenen olfaktorischen Rückkopplungsschleife wird im Zusammenhang mit elektro-physiologischen Untersuchungen und Verhaltensbeobachtungen diskutiert.

7. ABBILDUNGEN

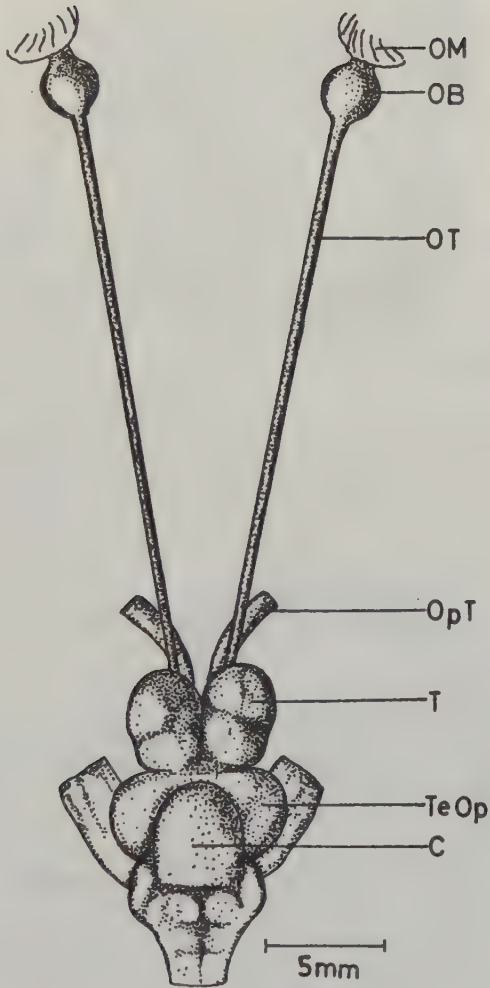


Abb.1. Übersicht über das Gehirn des Zwergwiesels von dorsal.
Abkürzungen s. S. 59.

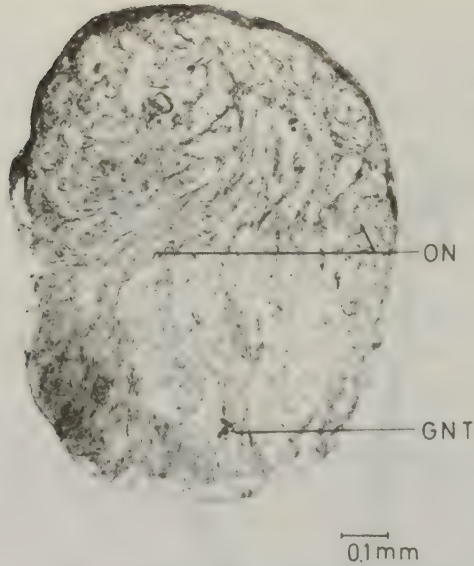


Abb.2. Querschnitt durch den rostralen Teil des OB (Nissl-Färbung). GNT liegen zwischen den Unterbündeln des ON.

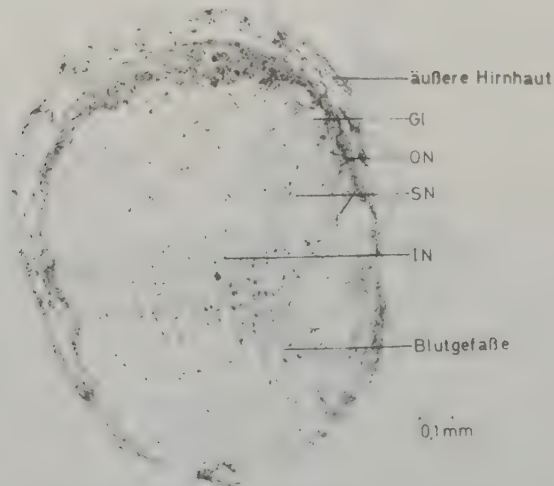


Abb.3. Querschnitt durch die Mitte des OB (Nissl-Färbung). Außer der äußeren ON-Schicht ist keine klar abgrenzbare Schichtung zu sehen. (vergl. Abb.26 für die Lage der retrograd gefärbten sekundären Neurone)

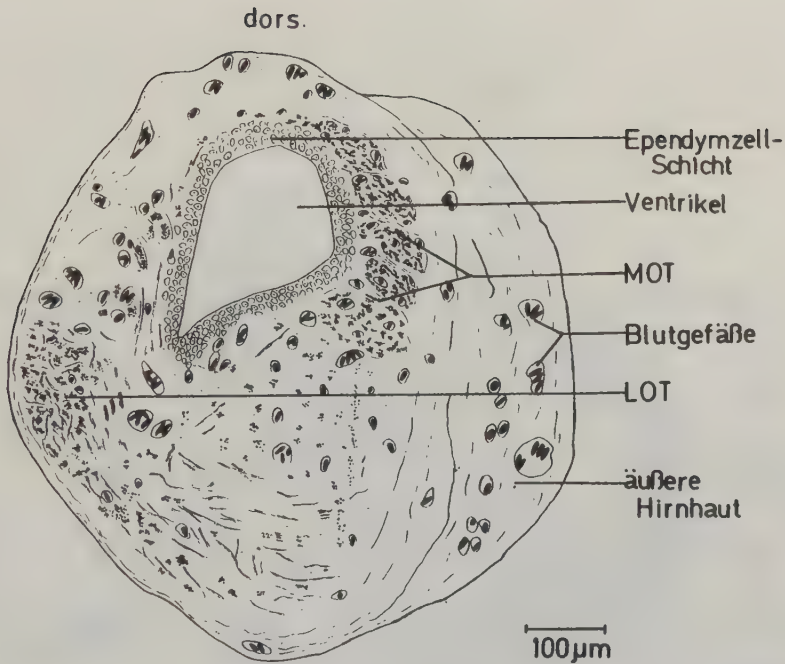


Abb.4. Querschnitt durch den caudalen Teil des OB (Semidünnschnitt). Die Ependymzellschicht ist dicker als die im übrigen Teil des OT (vergl. Abb.5 und Abb.6). Der MOT ist noch in wenig klar aufgespaltene Unterbündel geteilt.

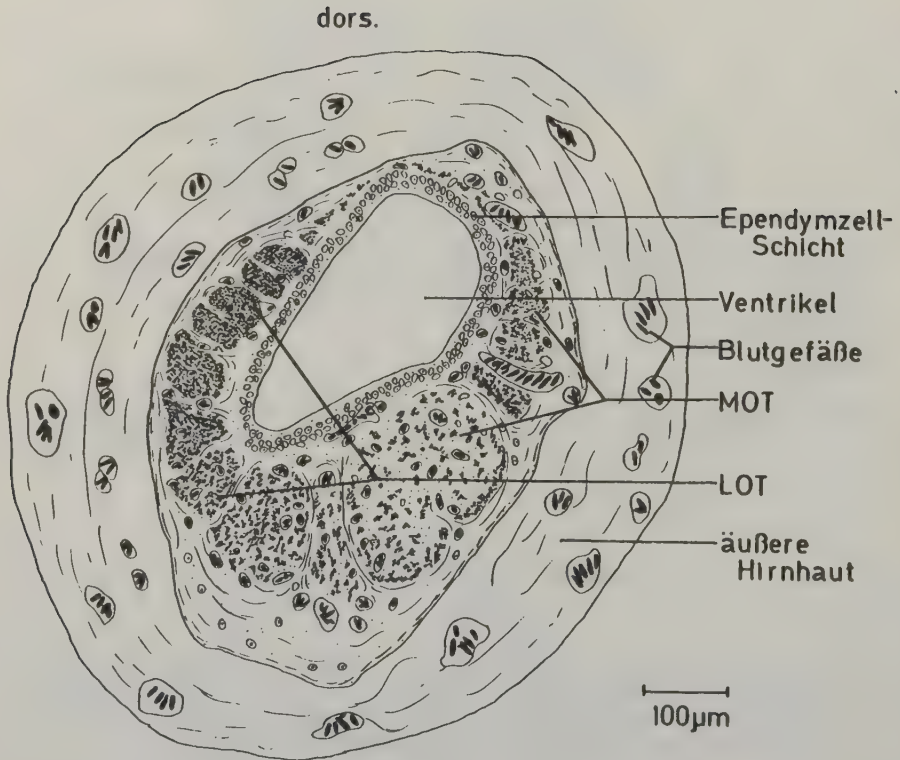


Abb.5. Querschnitt durch den OT in der Nähe des OB (Semidünnschnitt). Zwischen den Unterbündeln des MOT bzw. LOT können eindeutige Abgrenzungen beobachtet werden.

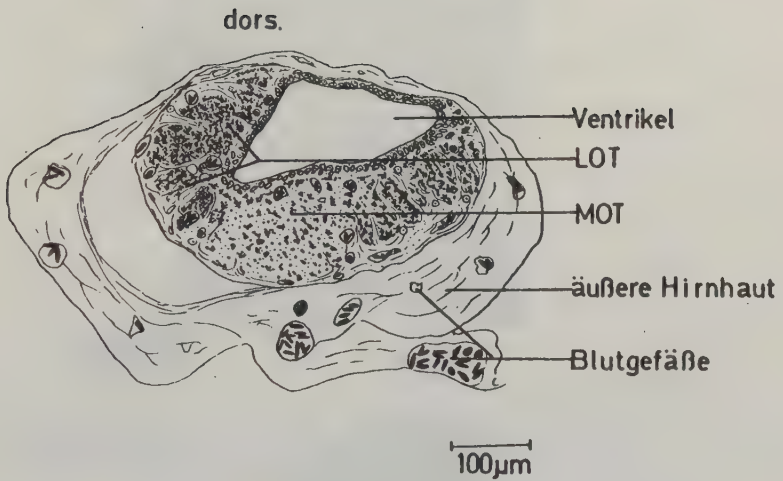


Abb.6. Querschnitt durch den OT in der Mitte zwischen Hemisphäre und OB (Semidünnschnitt). Es ist an dieser Stelle kaum möglich, die Abgrenzungen zwischen den MOT- bzw. LOT-Unterbündeln zu unterscheiden.

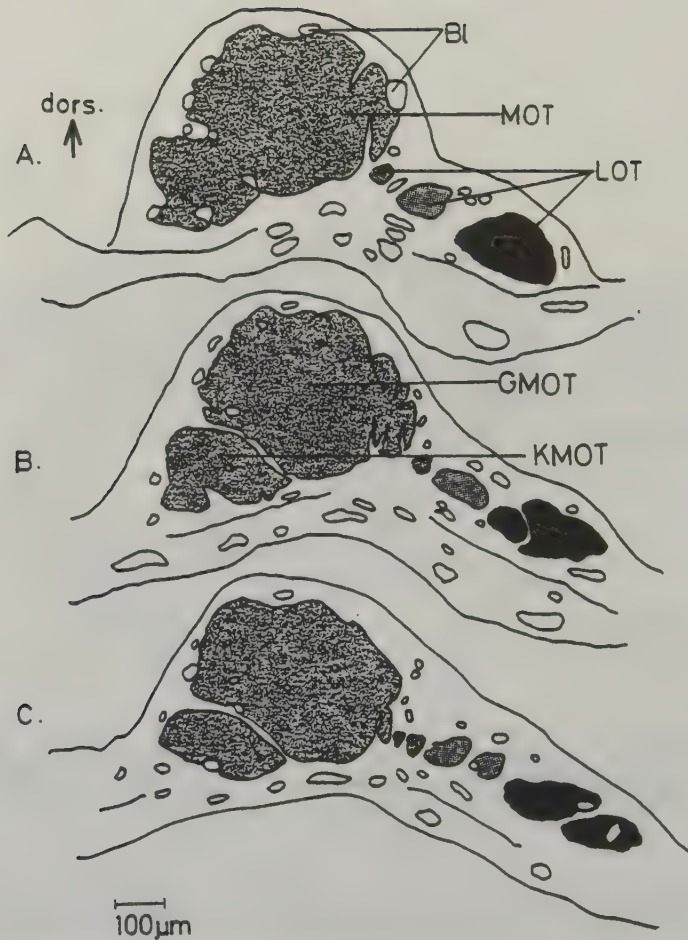


Abb.7. Drei sukzessive Querschnitte durch den OT vor seiner Einmündung in die Vorderhirnhemisphäre (Semidünnschnitt). (A): in der Nähe der Aufzweigungsstelle spaltet sich der LOT in drei Unterbündel auf. (B): 150 μm caudal von (A) sind zwei klar abgrenzbare MOT-Unterbündel sichtbar. (C): 130 μm caudal von (B) bleibt der MOT in zwei, der LOT in sechs Unterbündel geteilt.

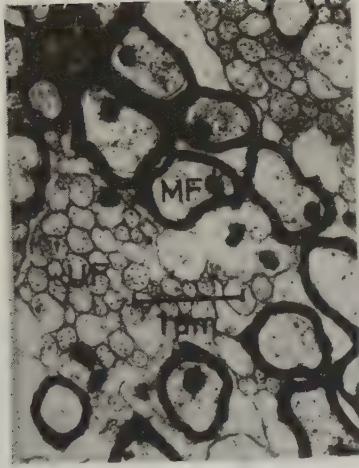


Abb.8. EM-Querschnitt durch den OT (Mitte seines Verlaufs). Die in Bündeln zusammenliegenden unmyelinisierten Fasern verlaufen zwischen myelinisierten Fasern.

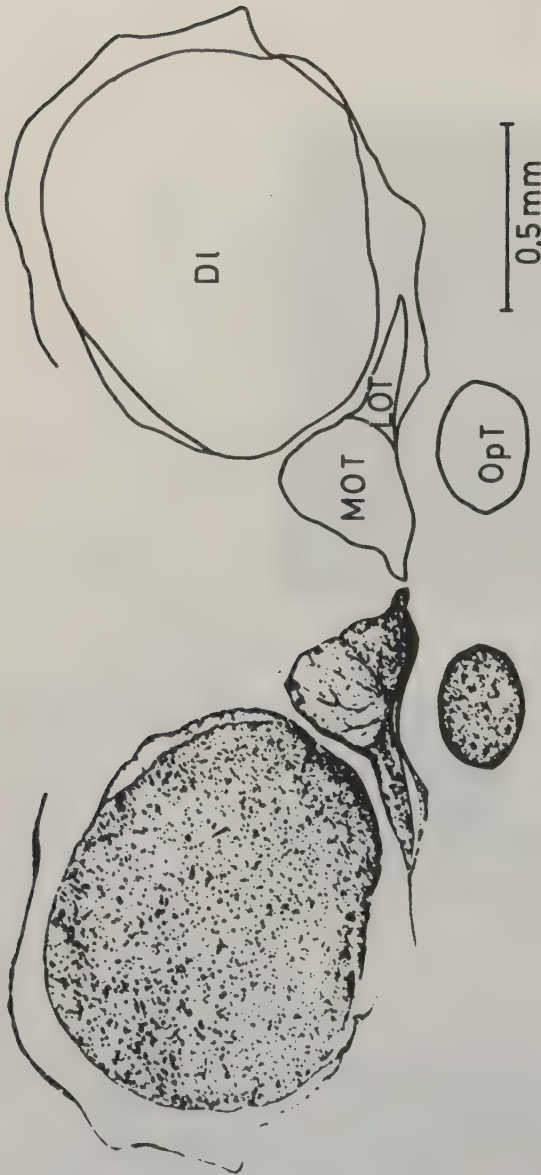


Abb.9-21 : Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwelses. Querschnitte 10 μ m Dicke, Nissl-Färbung (linke Hälfte); Kerngrenzen (rechte Hälfte), bei Vorliegen eindeutiger zellfreier Zonen auf mehreren Präparaten durchgezogen, an fraglichen Stellen gestrichelt.

Abb.9 : Schnittebene 100 μ m caudal vom Vorderpol des Gehirns. Sukzessive Abstände der caudal von Abb.9 liegenden Schnittebenen : 200 μ m (Abb.10), 250 μ m (Abb.11), 150 μ m (Abb.12), 300 μ m (Abb.13), 100 μ m (Abb.14), 300 μ m (Abb.15), 300 μ m (Abb.16), 100 μ m (Abb.17), 50 μ m (Abb.18), 150 μ m (Abb.19), 150 μ m (Abb.20), 100 μ m (Abb.21).

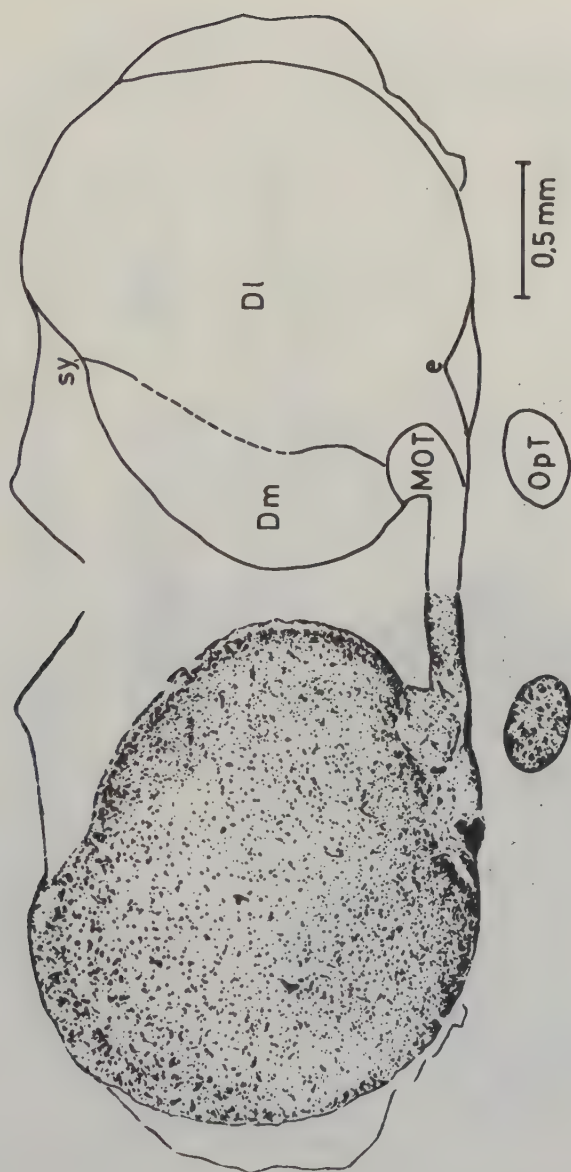


Abb. 10. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwelses (vergl. Abb. 9).

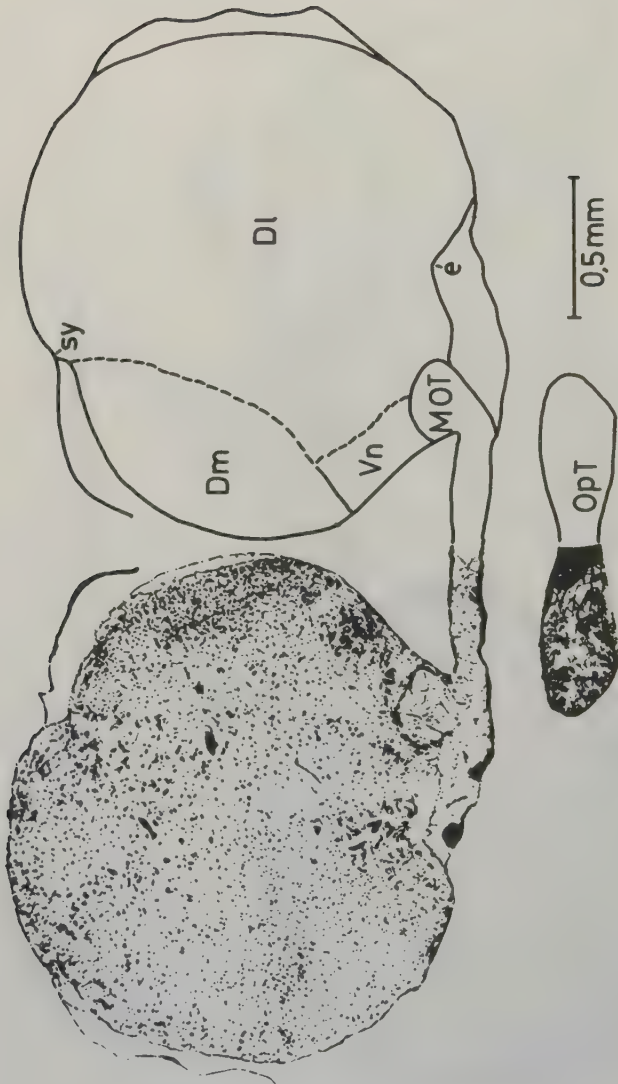


Abb.11. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zergwiesels (vergl. Abb.9).

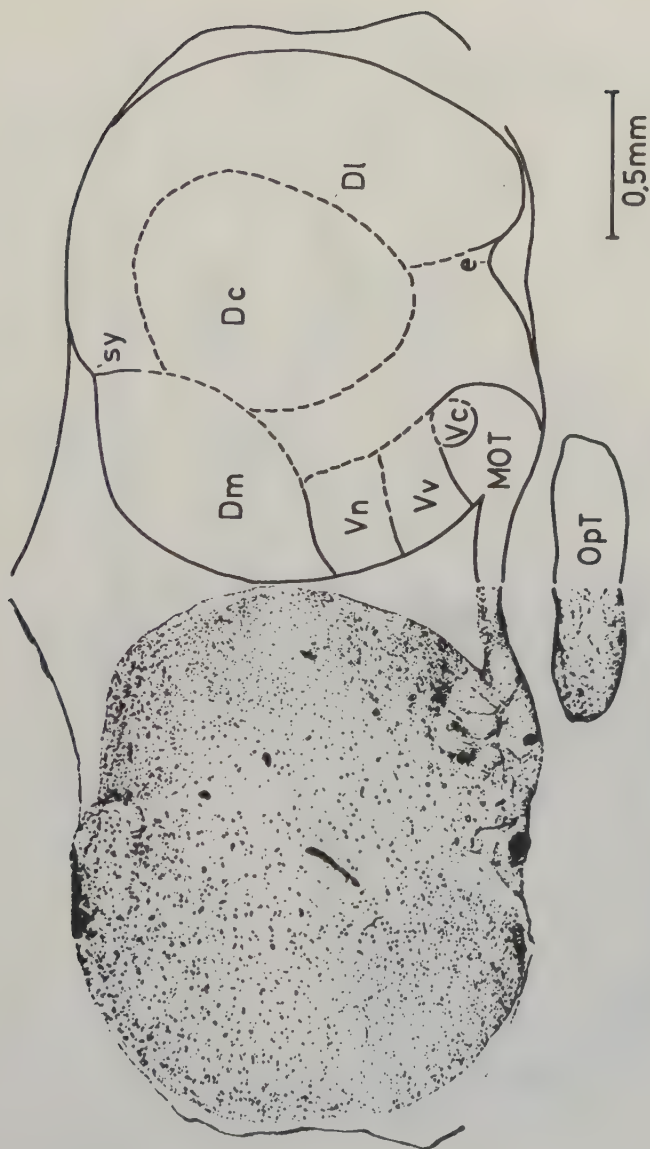


Abb.12. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwelses (vergl. Abb.9).

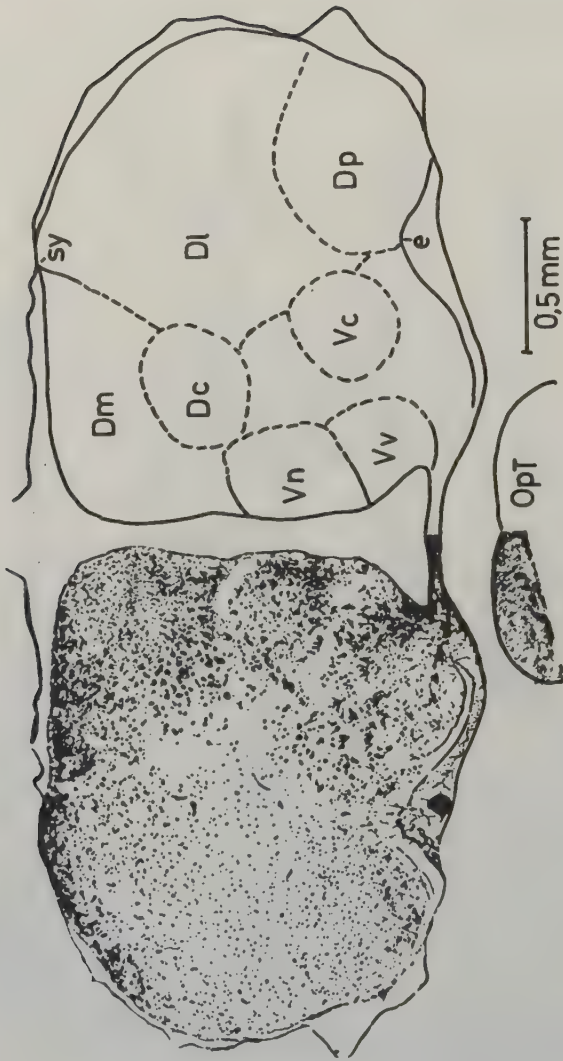


Abb.13. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwelses (vergl. Abb.9).

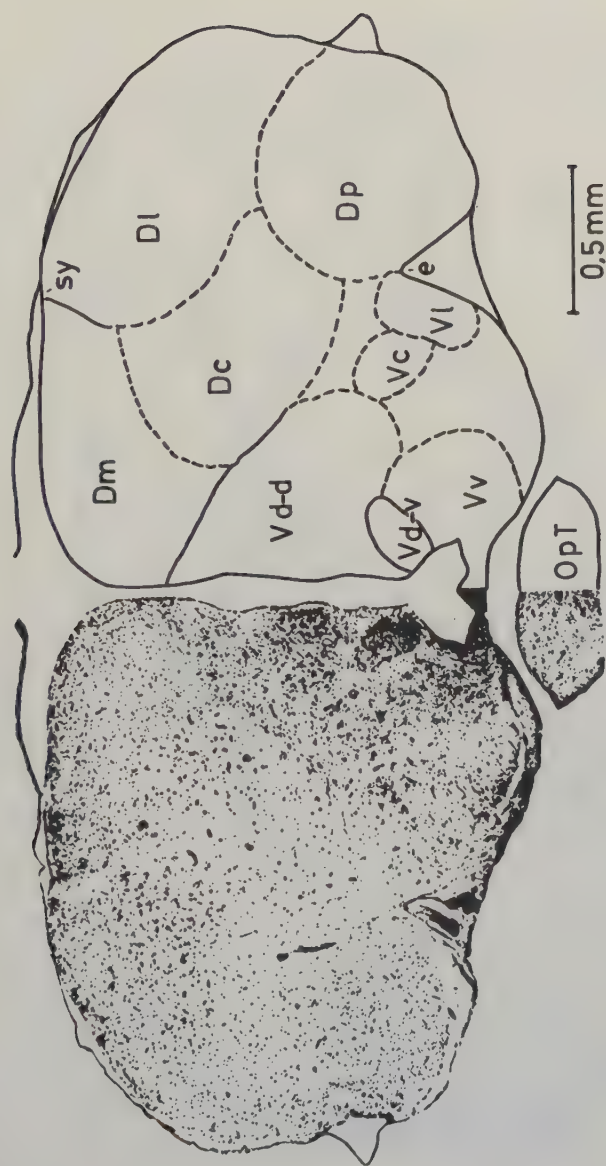


Abb. 14. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwiesels (vergl. Abb. 9).

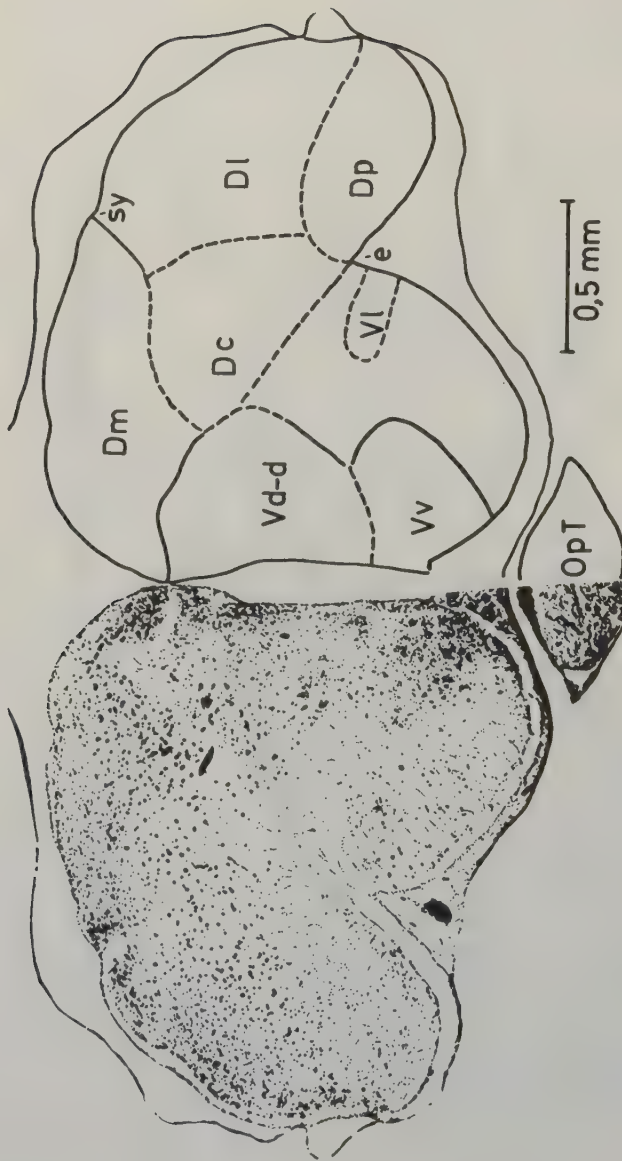


Abb.15. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwelses (vergl. Abb.9).

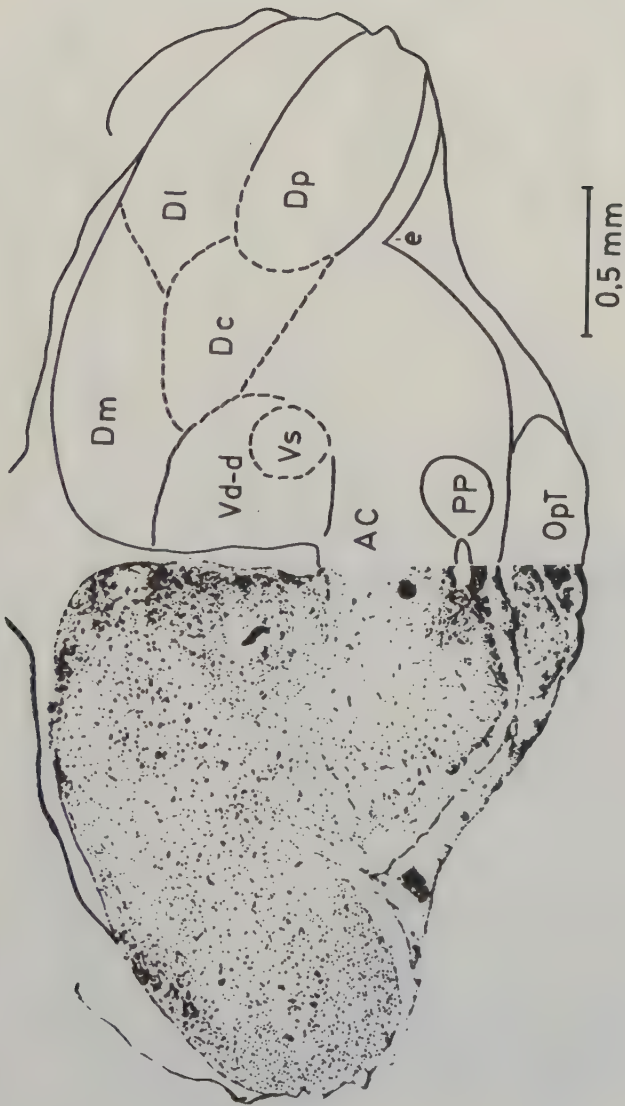


Abb.16. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwels (vergl. Abb.9).

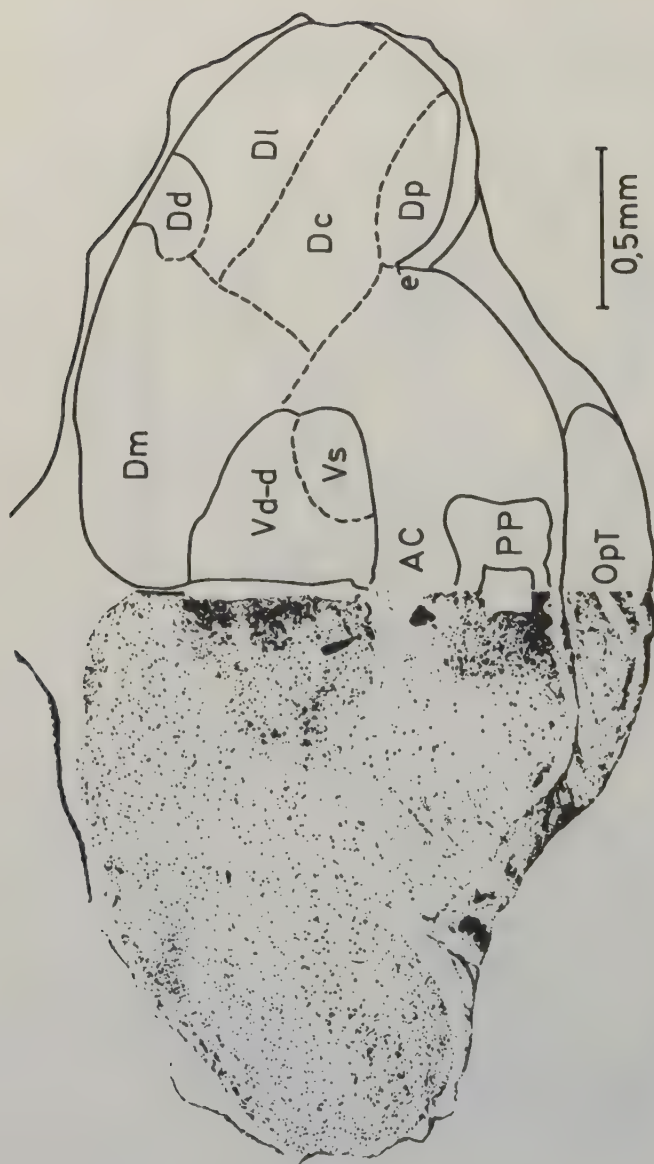


Abb. 17. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwelses (vergl. Abb. 9).

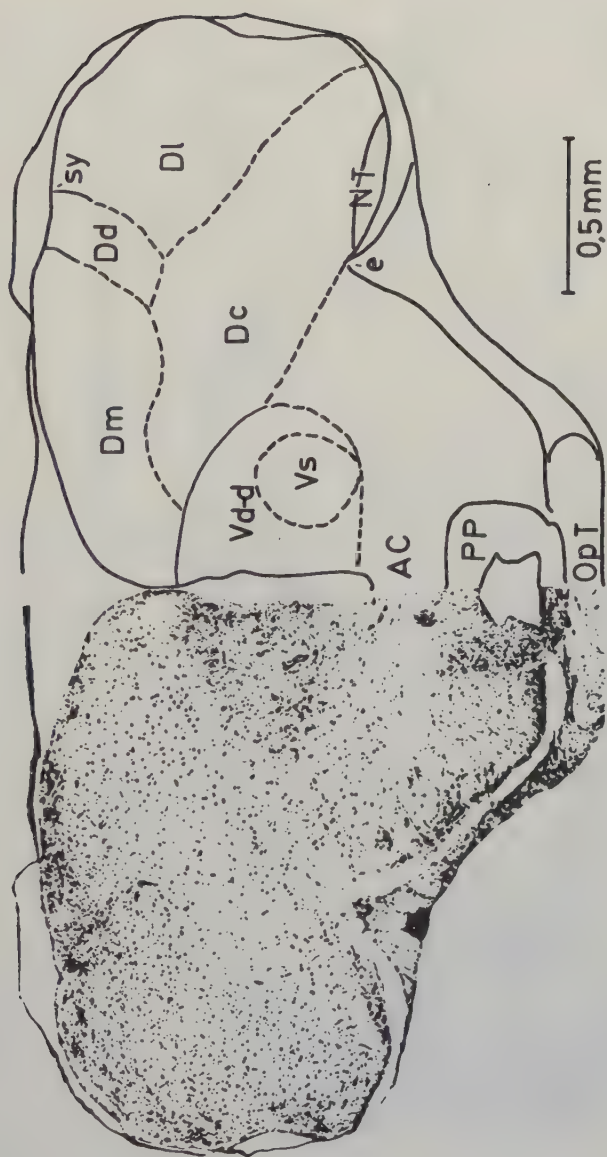


Abb.18. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwelses (vergl. Abb.9).

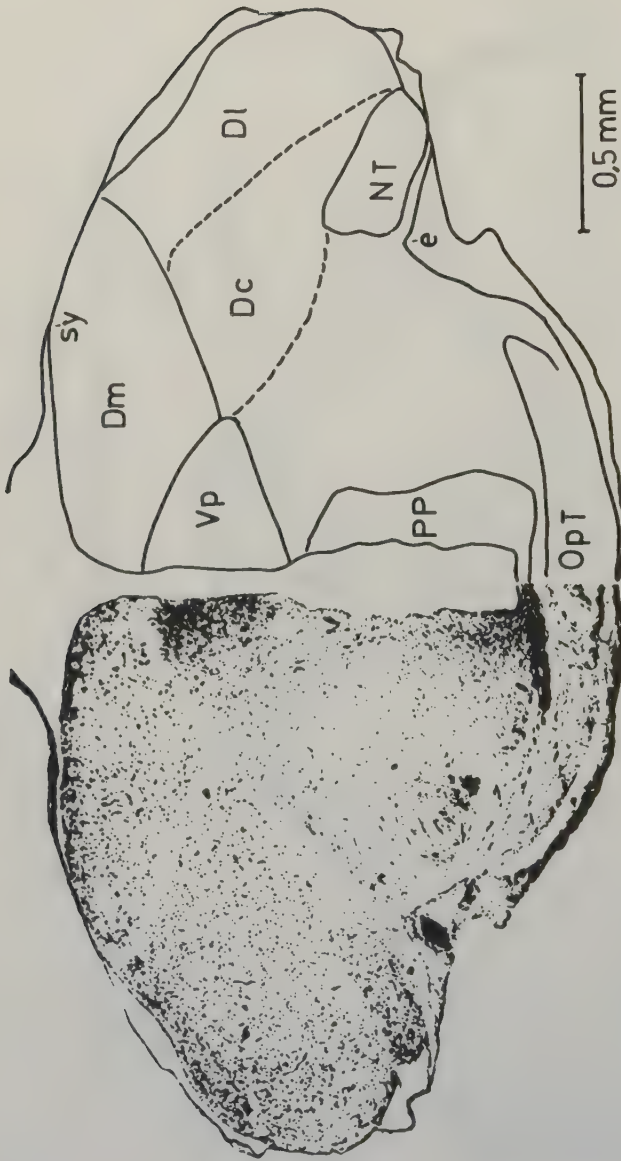


Abb. 19. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwelses (vergl. Abb. 9).

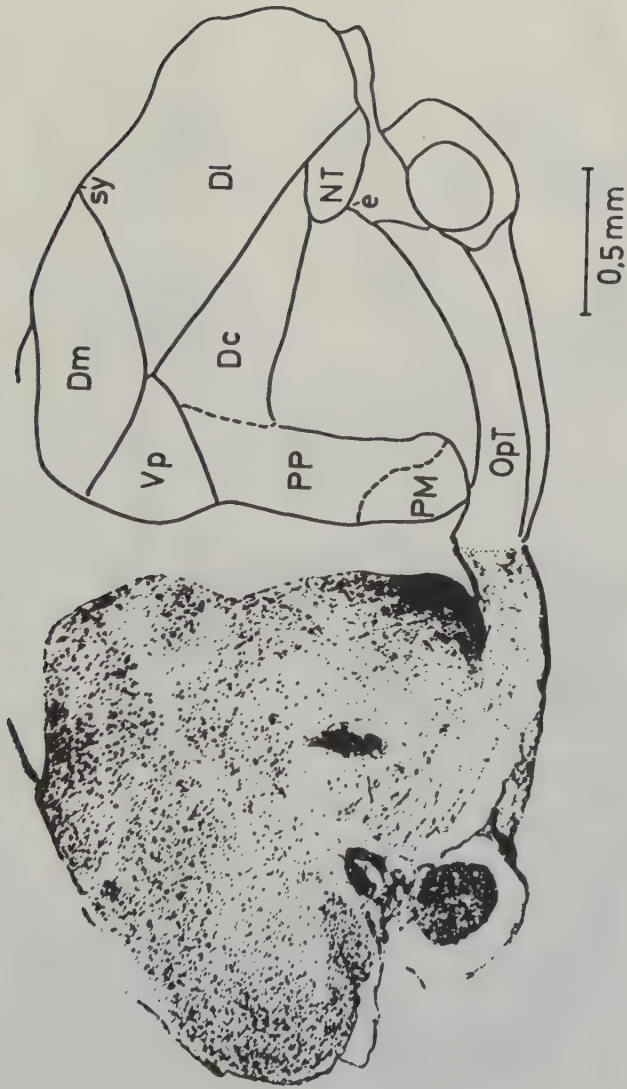


Abb.20. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergwiesels (vergl. Abb.9).

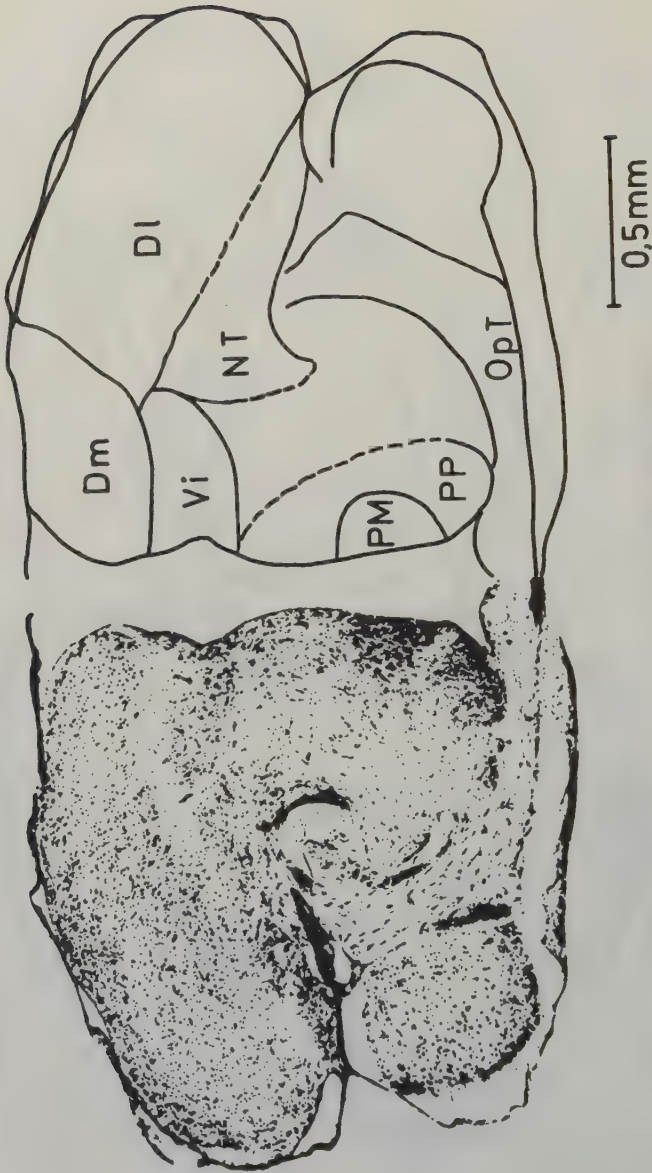


Abb.21. Atlas der Vorderhirnhemisphären des Zwergweises (vergl. Abb.9).



Abb.22. Retrograde HRP-Markierung bei Verwendung verschiedener Reagentien. HRP-gefärbte Neurone in der Regio Dc.

(A): Sigma-Tris-TMB (Me),	(B): Sigma-DMSO-TMB (Me),
(C): Serva-DMSO-TMB (Me),	(D): Serva-DMSO-DAB (ke),
(E): Serva-DMSO-DAB (Ad),	(F): Sigma-DMSO-DAB (Ad).

(Erläuterungen siehe Kap.3.2.1)

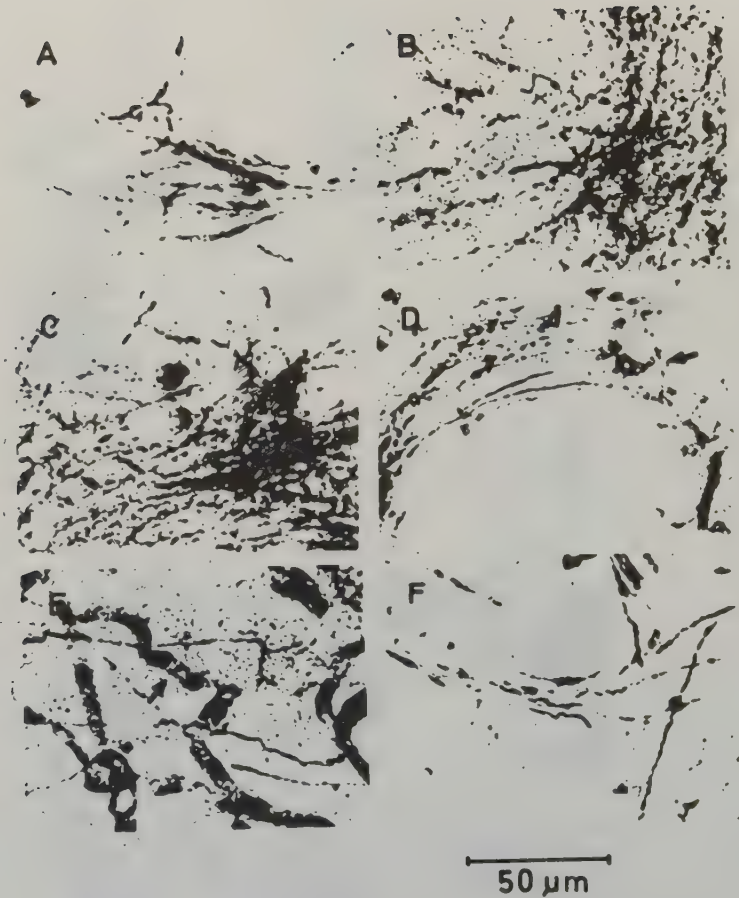


Abb.23. Die anterograd markierten Fasern in der Vorderhirn-hemisphäre bei Verwendung verschiedener Reagentien.
 (A):Sigma-Tris-TMB (Me), (B):Sigma-DMSO-TMB (Me),
 (C):Serva-DMSO-TMB (Me), (D):Serva-DMSO-DAB (Ke),
 (E):Serva-DMSO-DAB (Ad), (F):Sigma-DMSO-DAB (Ad). Der Pfeil zeigt die mitgefärbten Blutgefäße in der Vorderhirn-hemisphäre. (Erläuterungen siehe Kap.3.2.1)

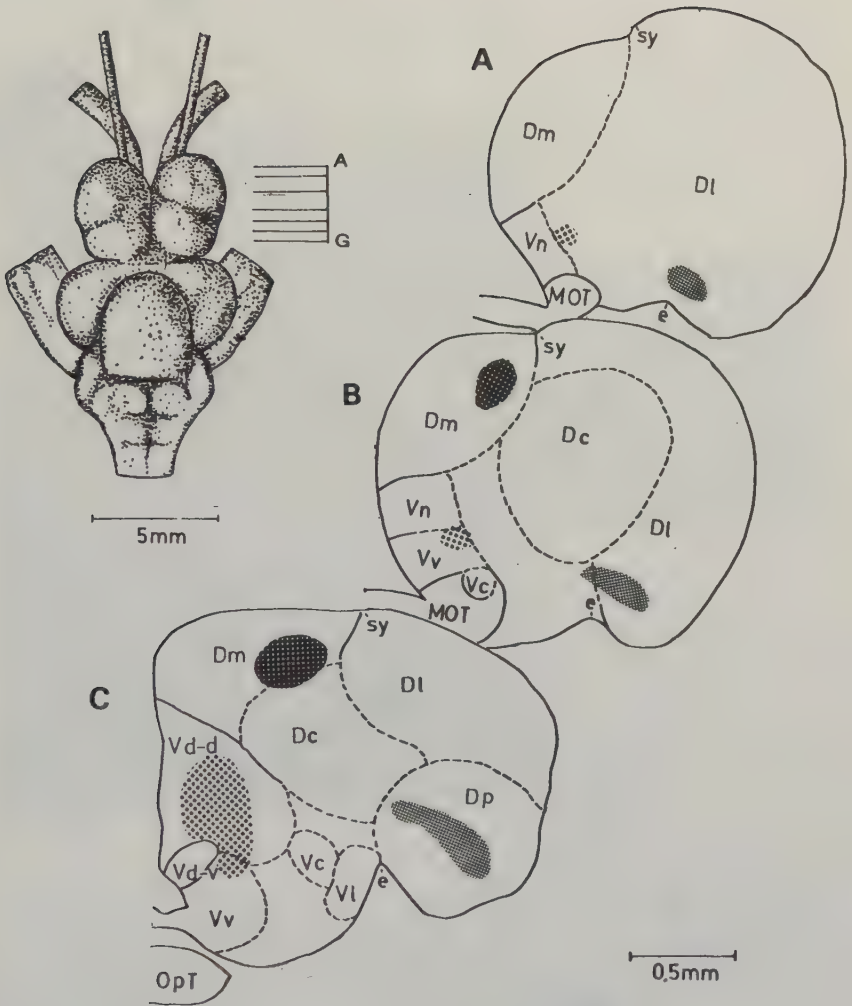
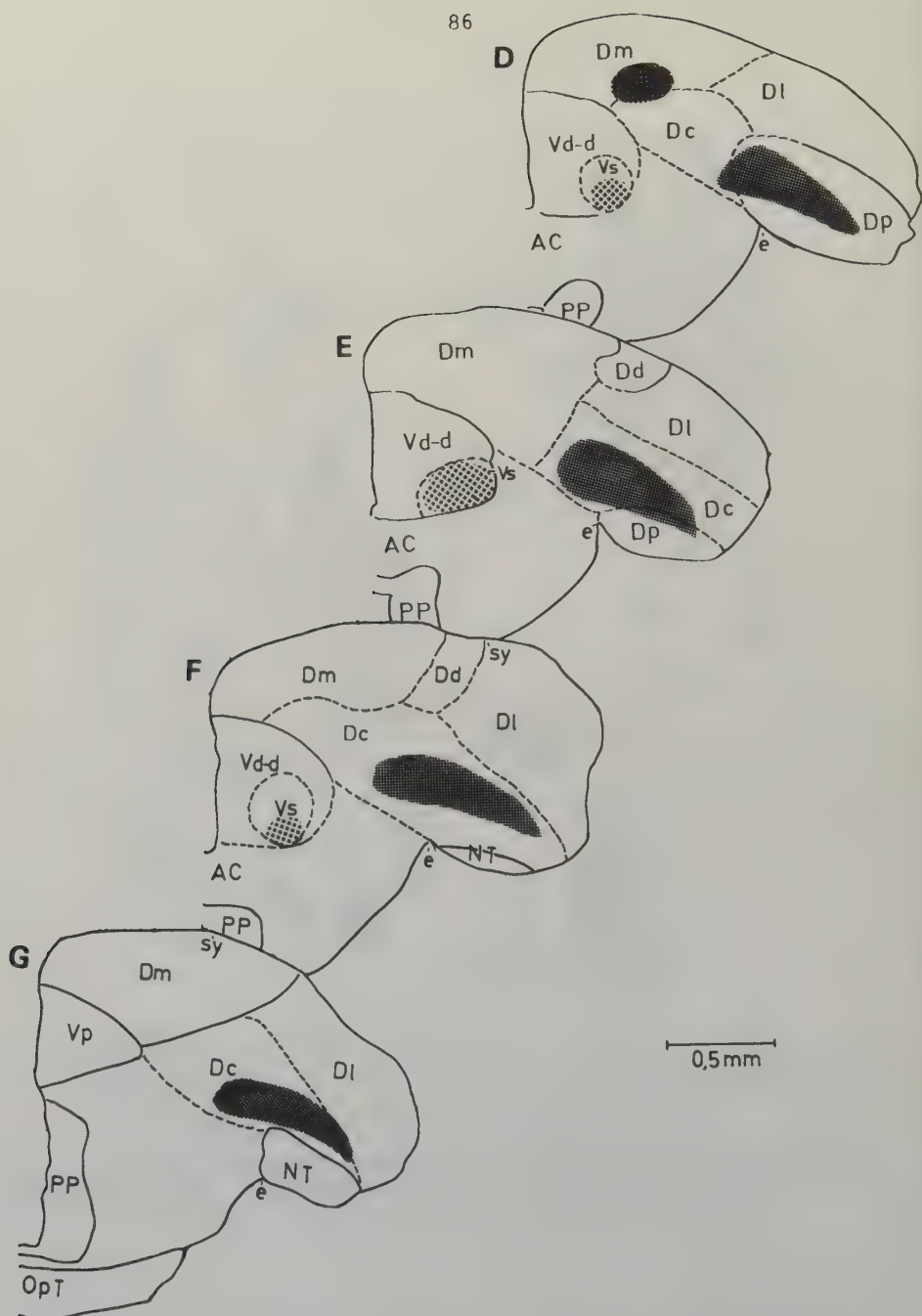


Abb.24. Ursprungsgebiete der zum OB laufenden Fasern in der Vorderhirnhemisphäre. Die Ebenen A-G im Übersichtsbild. ezeichnen die Lage der Querschnitte. Insgesamt gibt es drei getrennte zentrifugale Zellgruppen.



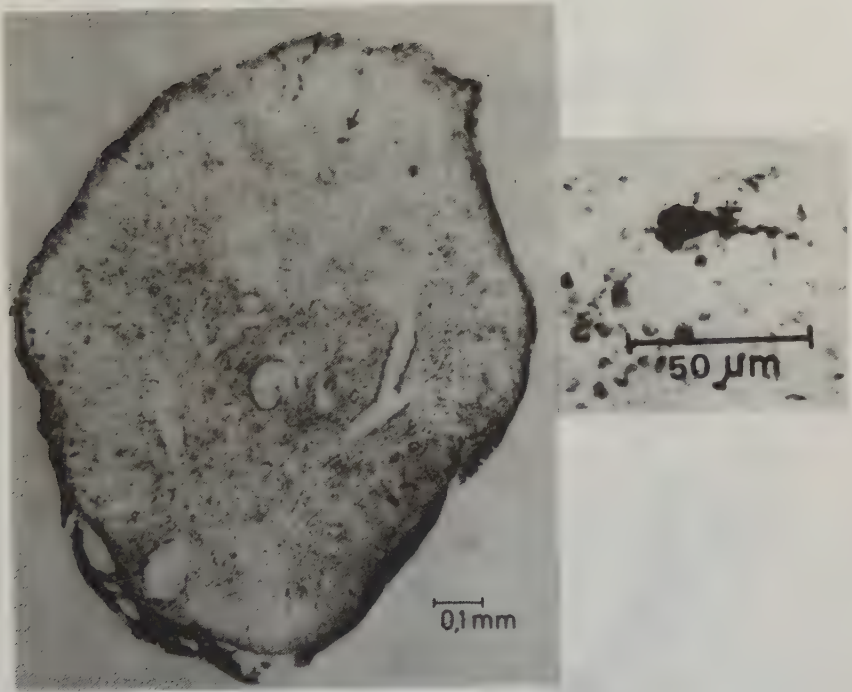


Abb.25. (A) Querschnitt durch den mittleren Teil des kontralateralen OB nach HRP-Applikation auf den einseitig durchtrennten OT. Der Pfeil zeigt eine retrograd gefärbte Zelle im Außenbereich, die im Bildausschnitt (B) stark vergrößert wiedergegeben ist (Vergrößerung 126fach).

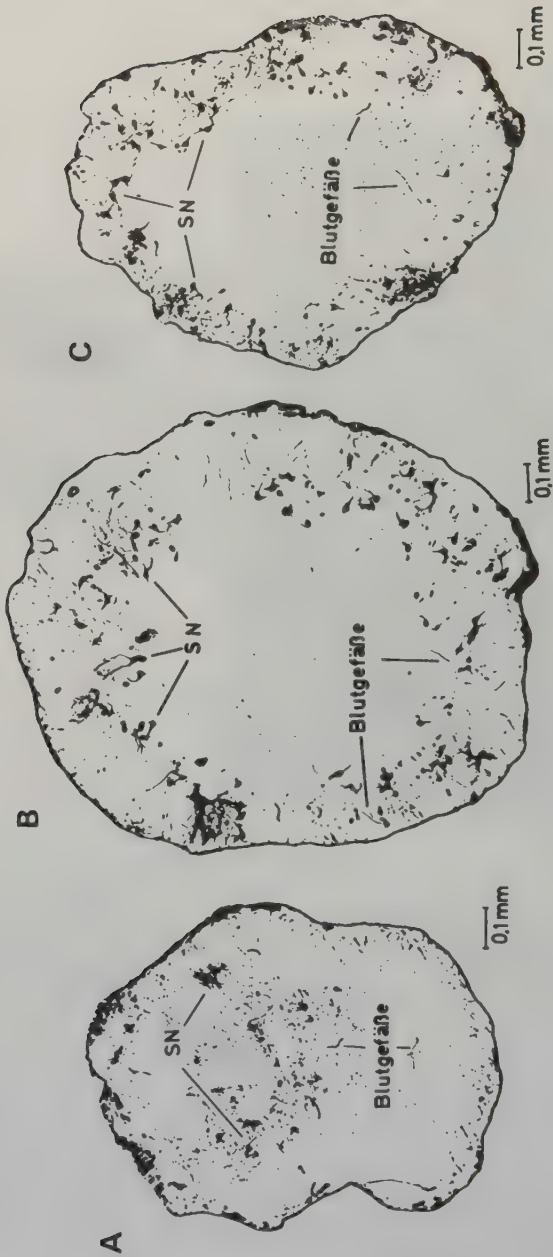


Abb. 26. Retrograd gefärbte sekundäre Neurone im ipsilateralen OB nach HRP-Applikation auf den durchtrennten OT. Bei vielen Zellen sind die Verzweigungen der Dendriten und die Dendritenkübchen markiert. Die Neurone treten nur im Außenbereich des OB auf (Mitralzellschicht). A-C: Querschnitt durch den rostralen (A), mittleren (B) und caudalen (C) Bulbus.

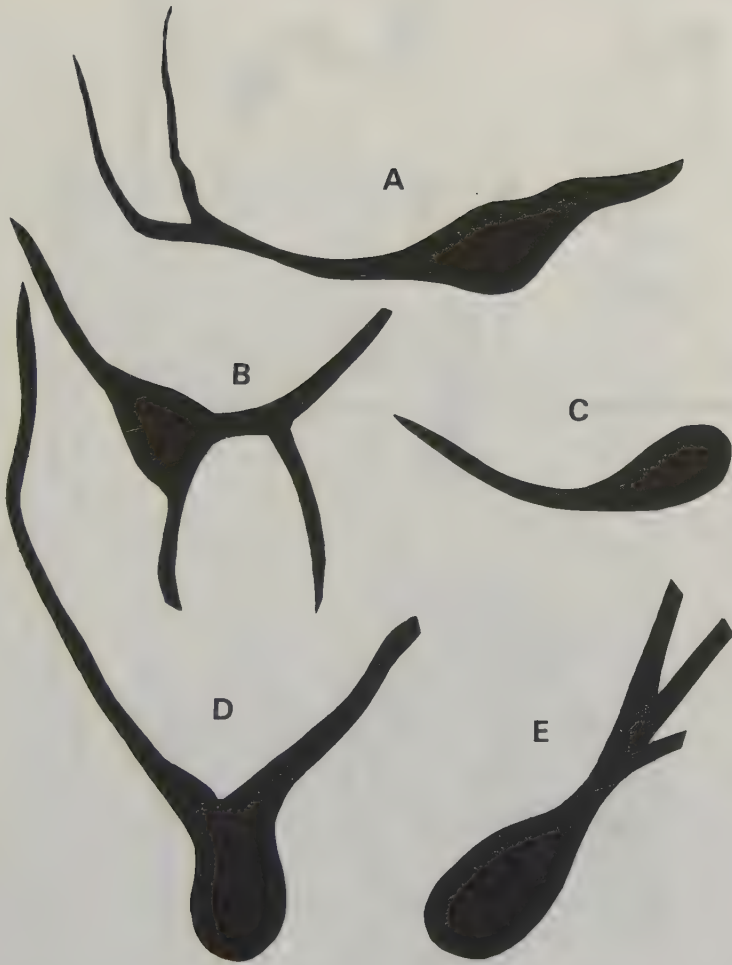


Abb.27. HRP-markierte zentrifugale Neurone. (A): spindelförmiger Zelltyp, (B): sternförmiger Zelltyp, (C): kaulquappenförmiger Zelltyp, (D): zangenförmiger Zelltyp, (E): zwiebelförmiger Zelltyp. (Vergrößerung 1250fach).

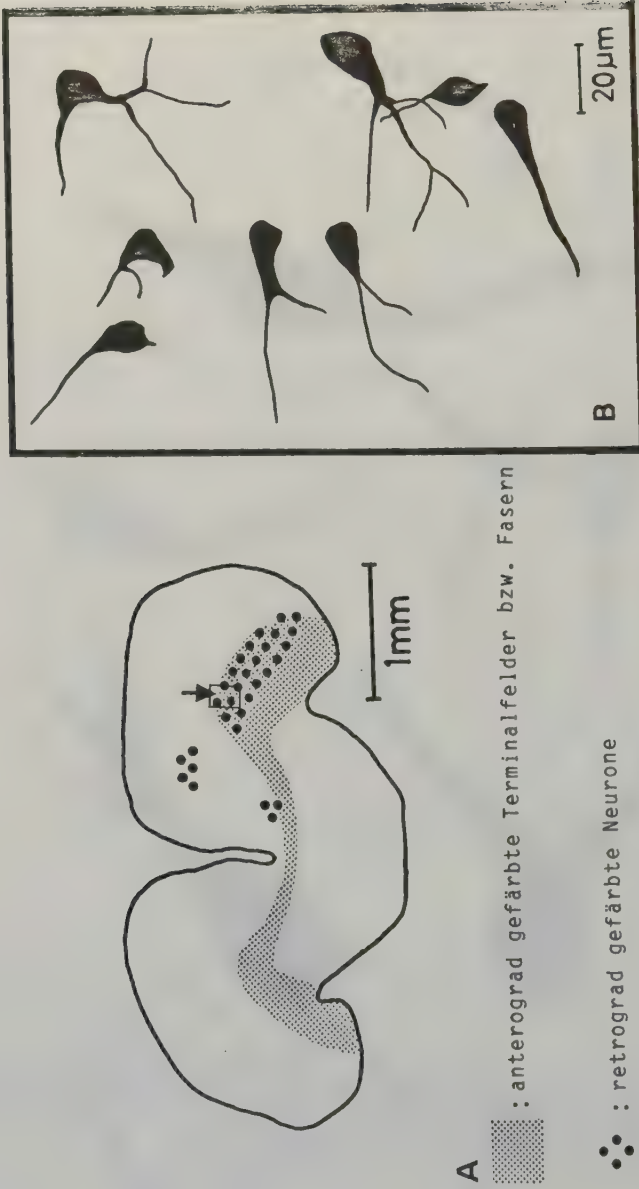


Abb. 28. Lagebeziehung efferenter Neurone zu den afferenten Terminalfeldern sekundärer olfaktorischer Neurone. (A): Halbschematische Darstellung der HRP-Markierung (Querschnitt durch die AC-Ebene). Der Pfeil zeigt die Lage der im Ausschnitt (B) dargestellten Neurone.

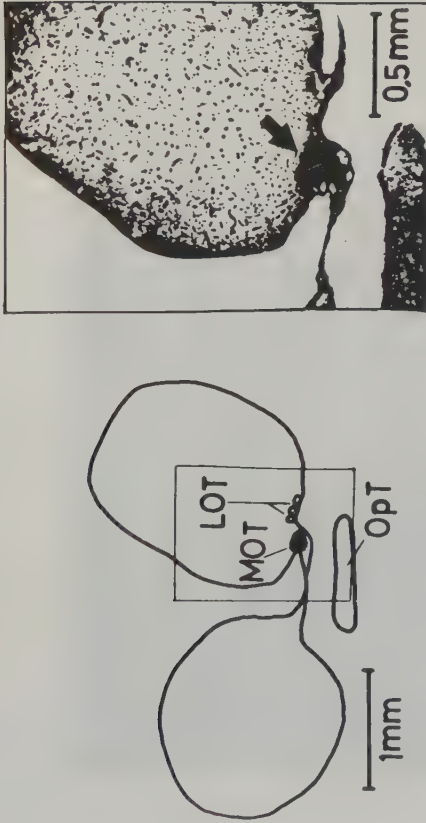


Abb.29. Querschnitt durch die rostrale Vorderhirnhemisphäre. Der LOT wurde nach der Applikation von HRP zerquetscht. Der Pfeil zeigt, daß nur das MOT-Unterbündel gefärbt ist.



Abb.30. Die anterograde Markierung des Terminalfelds und die retrograd gefärbten Neurone (in Dc) sind gleichzeitig dargestellt (Vergrößerung 600fach, histochemisches Verfahren nach Adams 1977).

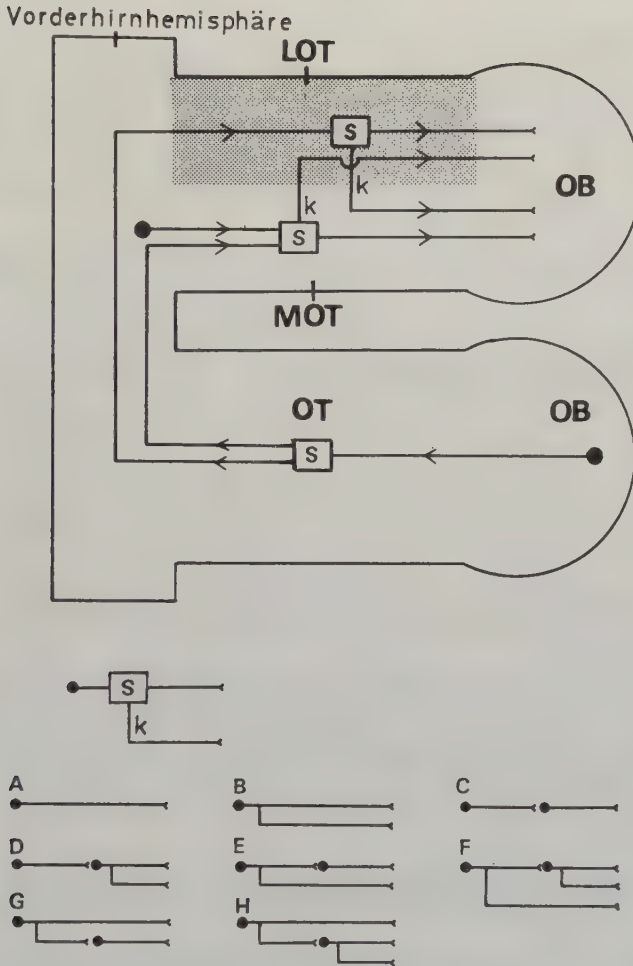


Abb.31. Schematische Darstellung der olfaktorischen zentrifugalen Bahnen zwischen OB und Vorderhirnhemisphäre bei Knochenfischen. S : Mögliche Verschaltungen der efferenten Bahnen, die von der Schaltstation entweder in ungekreuzter (LOT zum LOT bzw. MOT zum MOT) oder in gekreuzter (LOT zum MOT bzw. MOT zum LOT) Bahn verlaufen können, E und F : Synapse im ungekreuzten Weg, G und H : Synapse im gekreuzten Weg. LOT-Anteil des OT gerastert.

8. LITERATURVERZEICHNIS

- Adams, J.C. (1977): Technical considerations of the use of horseradish peroxidase as a neuronal marker. *Neurosci.* 2, 141-145
- Adams, J.C. (1979): Ascending projections to the inferior colliculus. *J. Comp. Neurol.* 183, 519-538
- Adams, J.C. (1981): Heavy metal intensification of DAB-based HRP reaction product. *J. Histochem. Cytochem.* 29, 775
- Adams, J.C. und Warr, W.B. (1976): Origins of axons in the cat's acoustic striae determined by injection of horseradish peroxidase into severed tracts. *J. Comp. Neurol.* 170, 107-122
- Adrian, E.D. (1950): Sensory discrimination with some recent evidence from the olfactory organ. *Brit. med. Bull.* 6, 330-333
- Adrian, E.D. (1953): Sensory messages and sensation. The response of the olfactory organ to different smells. *Acta physiol. scand.* 29, 5-14
- Aguilar-Barturoni, H.U., Guevara-Aguilar, R., Arechiga, H. und Alcocer-Cuaron, C. (1976): Hypothalamic influences on the electrical activity of the olfactory pathway. *Brain Res. Bull.* 1, 263-272
- Alheid, G.F., Edwards, S.B., Kitai, S.T., Park, M.R. und Switzer, R.C. III (1981): Methods for delivering tracers. in: *Neuroanatomical Tract-Tracing Methods*, 91-116 (Heimer, L. und RoBards, M.J. ed.) Plenum, New York London
- Allison, A.C. (1953): The morphology of the olfactory system in vertebrates. *Biol. Rev.* 28, 195-244
- Anderson, P.N., Mitchell, J. und Mayor, D. (1979): The uptake of horseradish peroxidase by damaged autonomic nerves in vitro. *J. Anat.* 128, 401-406
- Andres, K.H. (1970): Anatomy and ultrastructure of the olfactory bulb in fish, amphibia, reptiles, birds, and mammals. in: *Taste and Smell in Vertebrates*, 177-194 (Wolstenholme, G.E.W. und Knight, J. ed.) Ciba Foundation Symposium, London
- Andres, K.H. (1975): Neue morphologische Grundlagen zur Physiologie des Riechens und Schmeckens. *Arch. Oto-Rhino-Laryng.* 210, 1-41

- Angeleri, F. und Carreras, M. (1956): Problemi di fisiologia dell'olfatto. I. Studio elettrofisiologico delle vie centrifugali di origine paleocorticale. *Riv. Neurobiol.* 2, 255-274
- Ariens-Kappers, C.U., Huber, G.C. und Crosby, E.C. (1936): *The Comparative Anatomy of the Nervous System of Vertebrates, Including Man.* Macmillan, New York
- Aronson, L.R. und Kaplan, H. (1968): Function of the teleostean forebrain. in: *The Central Nervous System and Fish Behavior*, 107-125 (Ingle, D. ed.) University of Chicago Press, Chicago
- Aschoff, A. und Schönitzer, K. (1982): Intra-axonal transport of horseradish peroxidase (HRP) and its use in neuroanatomy. in: *Axoplasmic Transport in Physiology and Pathology*, 167-176 (Weiss, D.G. und Gorio, A. ed.) Springer-Verlag, Berlin Heidelberg
- Bannister, L.H. (1973): Forebrain structure in *Phoxinus phoxinus*, a teleost of the cyprinid family. *J. Hirnforsch.* 14, 413-433
- Bass, A.H. (1980a): Organization of the telencephalon in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *J. Morph.* 169, 71-90
- Bass, A.H. (1981b): Olfactory bulb efferents in the channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *J. Morph.* 169, 91-111
- Bass, A.H. (1981c): Telencephalic efferents in catfish, *Ictalurus punctatus*: Projections to the olfactory bulb and optic tectum. *Brain, Behav. Evol.* 19, 1-16
- Beattie, M.S., Bresnahan, J.C. und King, J.S. (1978): Ultrastructural identification of dorsal root primary afferent terminals after anterograde filling with horseradish peroxidase. *Brain Res.* 153, 127-134
- Bellonci, G. (1882): Intorno alla struttura e alle connessioni dei lobi olfattorii negli artropodi superiori e nei vertebrati. *R. Accademia dei Lincei. Memorie* 13, 555-564
- Bisby, M.A. (1980): Retrograde axonal transport. in: *Advances in Cellular Neurobiology*, Vol.1., 69-117 (Fedoroff, S. und Hertz, L. ed.) Academic Press, London New York
- Broadwell, R.D. (1974): Olfactory relationships of the telencephalon in the rabbit as studied by the autoradiographic anterograde and horseradish peroxidase retrograde intraaxonal protein

- transport tracing techniques. *Anat. Rec.* 178, 316-317 (abstract)
- Broadwell, R.D. (1975): Olfactory relationships of the telencephalon and diencephalon in the rabbit. II. An autoradiographic and horseradish peroxidase study of the efferent connections of the anterior olfactory nucleus. *J. Comp. Neurol.* 164, 389-410
- Broadwell, R.D. und Jacobowitz, D.M. (1976): Olfactory relationships of the telencephalon and diencephalon in the rabbit. III. The ipsilateral centrifugal fibers to the olfactory bulbar and retrobulbar formations. *J. Comp. Neurol.* 170, 321-346
- Bruckmoser, P. (1973): Beziehungen zwischen Struktur und Funktion in der Evolution des Telencephalon. *Verh. Dt. Zool. Ges.* 38, 219-229
- Bunt, A.H., Hendrickson, A.E., Lund, J.S., Lund, R.D. und Fuchs, A.F. (1975): Monkey retinal ganglion cells: morphometric analysis and tracing of axonal projections, with a consideration of peroxidase technique. *J. Comp. Neurol.* 164, 265-286
- Callens, M. und Boisacq-Schepens, N. (1963): Tonic depressive influences on the olfactory bulb by the contralateral olfactory bulb and by central nervous system structures. *Arch. int. Physiol. Biochem.* 71, 621-623
- Callens, M. und Boisacq-Schepens, N. (1964): Depressive influences by the olfactory bulb on the intrinsic excitability of contralateral olfactory bulb. *Arch. int. Physiol. Biochem.* 72, 716-718
- Carreras, M. und Angeleri, F. (1956): Problemi di fisiologia dell'olfatto. II. Una ipotesi sulla regolazione centrale dell'attività afferente nel sistema olfattivo. *Riv. Neurobiol.* 2, 275-297
- Carreras, M., Mancía, D. und Mancía, M. (1967): Centrifugal control of the olfactory bulb as revealed by induced DC potential changes. *Brain Res.* 6, 548-560
- Catois, E.H. (1901): Recherches sur l'histologie et l'anatomie microscopique de l'encéphale chez les poissons. *Bull. Sci. France Belg.* 36, 1
- Cooper, J.C. und Hirsch, P.J. (1982): The role of chemoreception in salmonid homing. in: *Developments in aquaculture and fisheries science, Vol.8. Chemoreception in fishes*, 343-362 (Hara, T.J.

ed.) Elsevier, Amsterdam Oxford New York

- Crosby, E.C., DeJone, B.R. und Schneider, R.C. (1967): Evidence for some of the trends in the phylogenetic development of the vertebrate telencephalon. in: Evolution of the Forebrain, 117-135 (Hassler, R. und Stephan, H. ed.) Plenum Press, New York
- Daval, G. und Leveteau, J. (1974): Electrophysiological studies of centrifugal and centripetal connections of the anterior olfactory nucleus. *Brain Res.* 78, 395-410
- Daval, G., Leveteau, J. und MacLeod, P. (1970): Electro-olfactogramme local et discrimination olfactive chez la Grenouille. *J. Physiol. (Paris)* 62, 477-488
- Davis, B.J., Macrides, F., Youngs, W.M., Schneider, S.P. und Rosene, D.L. (1978): Efferents and centrifugal afferents of the main and accessory olfactory bulbs in the hamster. *Brain Res. Bull.* 3, 59-72
- Davis, R.E., Chase, R., Morris, J. und Kaufman, B. (1981): Telencephalon of the teleost *Macropodus*: Experimental localization of sensory olfactory areas and of components of the lateral forebrain bundle. *Behav. Neural Biol.* 33, 257-279
- Dennis, B.J. und Kerr, D.I.B. (1968): An evoked potential study of centripetal and centrifugal connections of the olfactory bulb in the cat. *Brain Res.* 11, 373-396
- Dennis, B.J. und Kerr, D.I.B. (1976): Origins of olfactory bulb centrifugal fibers in the cat. *Brain Res.* 110, 593-600
- DeOlmos, J.S., Hardy, H. und Heimer, L. (1978): The afferent connections of the main and accessory olfactory bulb formations in the rat: an experimental HRP study. *J. Comp. Neurol.* 181, 213-244
- DeVito, J.L., Clausing, K.W. und Smith, O.A. (1974): Uptake and transport of horseradish peroxidase by cut end of the vagus nerve. *Brain Res.* 82, 269-271
- Döving, K.B. (1966): Efferent influence upon the activity of single neurons in the olfactory bulb of the burbot. *J. Neurophysiol.* 29, 675-683
- Döving, K.B. (1967): Comparative electrophysiological studies on the olfactory tract of some teleosts. *J. Comp. Neurol.* 131, 365-370

- Döving, K.B. und Gemne, G. (1965): Electrophysiological and histological properties of the olfactory tract of the burbot (*Lota lota* L.). *J. Neurophysiol.* 28, 139-153
- Döving, K.B. und Gemne, G. (1966): An electrophysiological study of the efferent olfactory system in the burbot. *J. Neurophysiol.* 29, 665-674
- Döving, K.B. und Thommesen, G. (1977): Some properties of the fish olfactory system. in: *Olfaction and Taste VI*, 175-183 (Le Magnen, J. und MacLeod, P. ed.) Information Retrieval Ltd., London
- Döving, K.B. und Selset, R. (1980): Behavior patterns in cod released by electrical stimulation of olfactory tract bundlets. *Science* 207, 559-560
- Döving, K.B., Selset, R. und Thommesen, G. (1980): Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes. *Acta physiol. scand.* 108, 123-131
- Droogleever-Fortuyn, J. (1961): Topographical relations in the telencephalon of the sunfish, *Eupomotis gibbosus*. *J. Comp. Neurol.* 116, 249-264
- Dubois-Dauphin, M., Döving, K.B. und Holley, A. (1980): Topographical relation between the olfactory bulb and the olfactory tract in tench (*Tinca tinca* L.). *Chemical Senses* 5, 159-169
- Ebbesson, S.O.E. (1970): The selective silver-impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in nonmammalian species. in: *Contemporary Research Methods in Neuroanatomy*, 132-161 (Nauta, W.J.H. und Ebbesson, S.O.E. ed.) Springer, New York
- Ebbesson, S.O.E. und Heimer, L. (1970): Projections of the olfactory tract fibers in the nurse shark (*Ginglymostoma cirratum*). *Brain Res.* 17, 47-55
- Ebbesson, S.O.E., Meyer, D.L. und Scheich, H. (1981): Connections of the olfactory bulb in the piranha (*Serrasalmus nattereri*). *Cell Tiss. Res.* 216, 167-180
- Engler, U und Bruckmoser, P. (in Vorb.): Histologische Untersuchungen am Bulbus olfactorius des Zwergwelses, *Ictalurus nebulosus*.
- Finger, T.E. (1975): The distribution of the olfactory tracts in the bullhead catfish, *Ictalurus nebulosus*. *J. Comp. Neurol.* 161,

125-142

- Finger, T.E. (1976): Gustatory pathways in the bullhead catfish I. connections of the anterior ganglion. *J. Comp. Neurol.* 165, 513-526
- Finger, T.E. (1978): Cerebellar afferents in teleost catfish (Ictaluridae). *J. Comp. Neurol.* 181, 173-182
- Finger, T.E. und Karten, H.J. (1978): The accessory optic system in teleosts. *Brain Res.* 153, 144-149
- Fink, R.P. und Heimer, L. (1967): Two methods for selective silver impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in the central nervous system. *Brain Res.* 4, 369-374
- Forster, R.P. und Taggart, J.V. (1950): Use of isolated renal tubules for the examination of metabolic processes associated with active cellular transport. *J. Cell. Comp. Phys.* 147, 129-144
- Frank, E., Harris, W.A. und Kennedy, M.B. (1980): Lysophosphatidyl choline facilitates labeling of CNS projections with horseradish peroxidase. *J. Neurosci. Methods.* 2, 183-189
- Frisch, K. von (1941a): Die Bedeutung des Geruchssinnes im Leben der Fische. *Naturwissenschaften* 29, 321-333
- Frisch, K. von (1941b): Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung. *Z. vergl. Physiol.* 29, 46-145
- Fuller, P.M., Wilson, S. und Winfrey, J. (1979): A lack of peripheral transmedian innervation of feline mandibular canine teeth as determined by horseradish peroxidase. *Brain Res.* 179, 362-366
- Furstman, L., Saporta, S. und Kruger, L. (1975): Retrograde axonal transport of horseradish peroxidase in sensory nerves and ganglion cells of the rat. *Brain Res.* 84, 320-324
- Gehuchten, A. van (1893): Contribution à l'étude du système nerveux des téléostéens. *Cellule* 10, 255-295
- Gesteland, R.C., Lettvin, J.Y. und Pitts, W.H. (1965): Chemical transmission in the nose of the frog. *J. Physiol. (London)* 181, 525-559
- Getchell, T.V. und Shepherd, G.M. (1978a): Responses of olfactory receptor cells to step pulses of odour at different concentrations in the salamander. *J. Physiol. (London)* 282,

521-540

- Getchell, T.V. und Shepherd, G.M. (1978b): Adaptive properties of olfactory receptors analysed with odour pulses of varying durations. *J. Physiol. (London)* 282, 541-560
- Gobel, S. und Falls, W.M. (1979): Anatomical observations of horseradish peroxidase-filled terminal primary axonal arborizations in layer II of the substantia gelatinosa of Rolando. *Brain Res.* 175, 335-340
- Goldstein, K. (1905): Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische. *Arch. mikro. Anat.* 66, 135-219
- Göz, H. (1941): Über den Art- und Individualgeruch bei Fischen. *Z. vergl. Physiol.* 29, 1-45
- Graham, R. und Karnovsky, M.J. (1966): The early stages of absorption of injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of mouse kidney: Ultrastructural cytochemistry by a new technique. *J. Histochem. Cytochem.* 14, 291-302
- Grant, G., Arvidsson, J., Robertson, B. und Ygge, J. (1979): Trans-ganglionic transport of horseradish peroxidase in primary sensory neurons. *Neurosci. Lett.* 12, 23-28
- Groves, A.B., Collins, G.B. und Trefethen, P.S. (1968): Roles of olfaction and vision in choice of spawning sites by homing adult chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 25, 867-876
- Grözing, B. (1967): Elektrophysiologische Untersuchungen an der Hörbahn der Schleie (*Tinca tinca* L.) *Z. vergl. Physiol.* 57, 44-76
- Haberly, L.B. und Price, J.L. (1977): The axonal patterns of the mitral and tufted cells of the olfactory bulb in the rat. *Brain Res.* 192, 152-157
- Halperin, J.J. und LaVail, J.H. (1975): A study of the dynamics of retrograde transport and accumulation of horseradish peroxidase in injured neurons. *Brain Res.* 100, 253-269
- Hansson, H.-A. (1973): Uptake and intracellular bidirectional transport of horseradish peroxidase in retinal ganglion cells. *Exp. Eye Res.* 16, 377-388

- Hara, T.J. (1967): Electrophysiological studies of the olfactory system of the goldfish, *Carassius auratus* L. - II. Response patterns of the olfactory bulb neurones to chemical stimulation and their centrifugal control. *Comp. Biochem. Physiol.* 22, 199-208
- Hara, T.J. und Gorbman, A. (1967): Electrophysiological studies of the olfactory system of the goldfish, *Carassius auratus* L. I. Modification of the electrical activity of the olfactory bulb by other central nervous structures. *Comp. Biochem. Physiol.* 21, 185-200
- Hasler, A.D. und Wisby, W.I. (1951): Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behavior. *American Naturalist* 85, 223-238
- Hedreen, J.C. und McGrath, S. (1977): Observations on labeling of neuronal cell bodies, axons and terminals after injection of horseradish peroxidase into rat brain. *J. Comp. Neurol.* 176, 225-246
- Heintz, E. (1962): The behavior of fishes under the influence of odorous substances in solution. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 255, 2283-2284
- Herbert, P. und Atema, J. (1977): Olfactory discrimination of male and female conspecifics in the bullhead catfish, *Ictalurus nebulosus*. *Biol. Bull.* 153, 429
- Herkenham, M. und Nauta, W.J.H. (1977): Afferent connections of the habenular nuclei in the rat. A horseradish peroxidase study, with a note on the fiber-of-passage problem. *J. Comp. Neurol.* 173, 123-146
- Hernández-Peón, R., Lavín, A., Alcocer-Cuarón, C. und Marcelin, J.P. (1960): Electrical activity of the olfactory bulb during wakefulness and sleep. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 12, 41-58
- Herrick, C.J. (1921): A sketch of the origin of the cerebral hemispheres. *J. Comp. Neurol.* 32, 429-454
- Holländer, H. und Vanegas, H. (1977): The projection from the lateral geniculate nucleus onto the visual cortex in the cat. A quantitative study with horseradish-peroxidase. *J. Comp. Neurol.* 173, 519-536
- Holländer, H. und Vanegas, H. (1981): Identification of pericellular

- baskets in the cat striate cortex : light and electron microscopic observations after uptake of horseradish peroxidase. *J. Neurocytol.* 10, 577-587
- Holley, A. und Döving, K.B. (1977): Receptor sensitivity, acceptor distribution, convergence and neural coding in the olfactory system. in: *Olfaction and Taste VI*, 113-123 (Le Magnen, J. und MacLeod, P. ed.) Information Retrieval Ltd., London
- Holley, A., Duchamp, A., Revial, M.F., Juge, A. und MacLeod, P. (1974): Qualitative and quantitative discrimination in the frog olfactory receptors: analysis from electrophysiological data. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 237, 102-114
- Holmgren, N. (1920): Zur Anatomie und Histologie des Vorder- und Zwischenhirns der Knochenfische. *Acta Zool.* 1, 137-315
- Holmgren, N. (1922): Points of view concerning forebrain morphology in lower vertebrates. *J. Comp. Neurol.* 34, 391-459
- Huxley, H.E. und Zubay, G. (1961): Preferential staining of nucleic-acid-containing structures for electron microscopy. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 11, 273-296
- Ichikawa, M. (1975): The central projections of the olfactory tract in the goldfish, *Carassius auratus*. *J. Fac. Sci. Tokyo Univ. Sec. IV* 13, 257-263
- Ichikawa, M. (1976): Fine structure of the olfactory bulb in the goldfish, *Carassius auratus*. *Brain Res.* 115, 43-56
- Ichikawa, M. und Ueda, K. (1978): Electron microscopic study of the terminal regions of the olfactory tract fibers in the goldfish telencephalic hemisphere. *J. Fac. Sci. Tokyo Univ. Sec. IV* 14, 127-134
- Ichikawa, M. und Ueda, K. (1979): Electron microscopic study of the termination of the centrifugal fibers in the goldfish olfactory bulb. *Cell Tiss. Res.* 197, 257-262
- Ito, H. (1973): Normal and experimental studies on synaptic patterns in the carp telencephalon, with special reference to the secondary olfactory termination. *J. Hirnforsch.* 14, 237-253
- Ito, H. (1974): Fine structure of the torus semicircularis of some teleosts. *J. Morph.* 142, 137-152
- Ito, H. und Kishida, R. (1977): Tectal afferent neurons identified by

- the retrograde HRP method in the carp telencephalon. *Brain Res.* 130, 142-145
- Ito, H. und Kishida, R. (1978): Telencephalic afferent neurons identified by the retrograde HRP method in the carp diencephalon. *Brain Res.* 149, 211-215
- Jansen, J. (1930): The brain of *Myxine glutinosa*. *J. Comp. Neurol.* 49, 359-507
- Jaski, C.J. (1939): Ein Oestruszyklus bei *Lebistes reticulatus* (Peters). *Proc. Konin. Nederl. Akad. Wetensch.* 42, 201-207
- Jones, E.G. (1975): Possible determinants of the degree of retrograde neuronal labeling with horseradish peroxidase. *Brain Res.* 85, 249-253
- Jones, E.G. und Hartman, B.K. (1978): Recent advances in neuro-anatomical methodology. *Annu. Rev. Neurosci.* 1, 215-296
- Jones, E.G. und Leavitt, R.Y. (1974): Retrograde axonal transport and the demonstration of non-specific projections to the cerebral cortex and striatum from thalamic intralaminar nuclei in the rat, cat and monkey. *J. Comp. Neurol.* 154, 349-378
- Jourdan, F., Duveau, A., Astic, L. und Holley, A. (1980): Spatial distribution of (14C)2-Deoxyglucose uptake in the olfactory bulbs of rats stimulated with two different odours. *Brain Res.* 188, 139-154
- Kalia, M. und Mesulam, M.-M. (1980): Brain stem projections of sensory and motor components of the vagus complex in the cat: I. the cervical vagus and nodose ganglion. *J. Comp. Neurol.* 193, 435-465
- Källén, B. (1951): Some remarks on the ontogeny of the telencephalon in some lower vertebrates. *Acta Anat.* 11, 537-548
- Karnovsky, M.J. (1965): A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 27, 137A-138A
- Karten, H.J. und Finger, T.E. (1976): A direct thalamo-cerebellar pathway in pigeon and catfish. *Brain Res.* 102, 335-338
- Kauer, J.S. (1980): Some spatial characteristics of central information processing in the vertebrate olfactory pathway, in: *Olfaction and Taste VII*, 227-236 (van der Starre, H. ed.) IRL.

Press Ltd., London

- Kauer, J.S. und Moulton, D.G. (1974): Responses of olfactory bulb neurones to odor stimulation of small nasal areas in the salamander *J. Physiol. (London)* 243, 717-737
- Keefer, D.A. (1978): Horseradish peroxidase as a retrogradely transported, detailed dendritic marker. *Brain Res.* 140, 15-32
- Keefer, D.A., Chung, J.-W. und Heimer, L. (1980): Morphology and ultrastructure of anterior thalamic neurons solidly labeled with horseradish peroxidase. *Brain Res.* 191, 301-311
- Keefer, D.A., Spatz, W.B. und Misgeld, U. (1976): Golgi-like staining of neocortical neurons using retrogradely transported horseradish peroxidase. *Neurosci. Lett.* 3, 233-237
- Kerr, D.I.B. (1960): Properties of the olfactory efferent system. *Aust. J. exp. Bio. med. Sci.* 38, 29-36
- Kerr, D.I.B. und Hagbarth, K.-E. (1955): An investigation of olfactory centrifugal fiber system. *J. Neurophysiol.* 18, 362-374
- Kim, C.C. und Strick, P.L. (1976): Critical factors involved in the demonstration of horseradish peroxidase transport. *Brain Res.* 103, 356-361
- Knudsen, E.I. (1976): Midbrain responses to electroreceptive input in catfish: evidence of orientation preferences and somatotopic organization. *J. Comp. Physiol.* 106, 51-67
- Knudsen, E.I. (1977): Distinct auditory and lateral line nuclei in the midbrain of catfishes. *J. Comp. Neurol.* 173, 417-432
- Kosaka, T. (1980): Ruffed cell: a new type of neuron with a distinctive initial unmyelinated portion of the axon in the olfactory bulb of the goldfish (*Carassius auratus*): II. Fine structure of the ruffed cell. *J. Comp. Neurol.* 193, 119-145
- Kosaka, T. und Hama, K. (1979a): A new type of neuron with a distinctive axon initial segment. *Brain Res.* 163, 151-155
- Kosaka, T. und Hama, K. (1979b): Pre- and post-synaptic character of the axon initial segment of the mitral cell of the goldfish olfactory bulb. *Brain Res.* 169, 570-574
- Kosaka, T. und Hama, K. (1979c): Ruffed cell: a new type of neuron with a distinctive initial unmyelinated portion of the axon in

- the olfactory bulb of the goldfish (*Carassius auratus*). I. Golgi impregnation and serial thin sectioning studies. *J. Comp. Neurol.* 186, 301-320
- Kosaka, T. und Hama, K. (1980a): Presence of the ruffed cell in the olfactory bulb of the catfish, *Parasilurus asotus*, and the sea eel, *Conger myriaster*. *J. Comp. Neurol.* 193, 103-117
- Kosaka, T. und Hama, K. (1980b): Ruffed cells: A new type of neuron with a distinctive initial unmyelinated portion of the axon in the olfactory bulb of the goldfish (*Carassius auratus*). II. Fine structure of the ruffed cell. *J. Comp. Neurol.* 193, 119-145
- Kosaka, T. und Hama, K. (1982): Structure of the mitral cell in the olfactory bulb of the goldfish (*Carassius auratus*). *J. Comp. Neurol.* 212, 365-384
- Kristensson, K. (1975): Retrograde axonal transport of protein tracers. in: *The Use of Axonal Transport for Studies of Neuronal Connectivity*, 70-82 (Cowan, W.M. und Cuénod, M. ed.) Elsevier, Amsterdam
- Kristensson, K. und Olsson, Y. (1974): Retrograde transport of horseradish peroxidase in transected axons. 1. Time relationships between transport and induction of chromatolysis. *Brain Res.* 79, 101-109
- Kristensson, K. und Olsson, Y. (1975): Retrograde transport of horseradish peroxidase in transected axons. II. Relations between rate of transfer from the site of injury to the perikaryon and onset of chromatolysis. *J. Neurocytol.* 4, 653-661
- Kristensson, K. und Olsson, Y. (1976): Retrograde transport of horseradish peroxidase in transected axons. 3. Entry into injured axons and subsequent localization in perikaryon. *Brain Res.* 115, 201-213
- Kristensson, K. und Sjöstrand, J. (1972): Retrograde transport of protein tracer in the rabbit hypoglossal nerve during regeneration. *Brain Res.* 45, 175-181
- Kristensson, K., Olsson, Y. und Sjöstrand, J. (1971): Axonal uptake and retrograde transport of exogenous proteins in the hypoglossal nerve. *Brain Res.* 32, 399-406
- Kuhlenbeck, H. (1929): Die Grundbestandteil des Endhirns im Lichte

der Bauplanlehre. Anat. Anz. 67, 1-80

- Land, L.J. (1973): Localized projections of olfactory nerves to rabbit olfactory bulb. Brain Res. 63, 153-166
- Land, L.J. und Shepherd, G.M. (1974): Autoradiographic analysis of olfactory receptor projections in the rabbit. Brain Res. 70, 506-510
- LaVail, J.H. (1975): Retrograde cell degeneration and retrograde transport techniques. in: The Use of Axonal Transport for Studies of Neuronal Connectivity, 217-248 (Cowan, W.M. und Cuénod, M. ed.) Elsevier, Amsterdam
- LaVail, J.H. (1978): A review of the retrograde transport technique. in: Neuroanatomical Research Techniques, 355-384 (Robertson, R.T. ed.) Academic Press, New York San Francisco London
- LaVail, J.H. und LaVail, M.M. (1974): The retrograde intraaxonal transport of horseradish peroxidase in the chick visual system: a light and electron microscopic study. J. Comp. Neurol. 157, 303-358
- LaVail, M.M. und LaVail, J.H. (1975): Retrograde intraaxonal transport of horseradish peroxidase in retinal ganglion cells of the chick. Brain Res. 85, 273-280
- Leveteau, J. und MacLeod, P. (1966): La discrimination des odeurs par les glomerules olfactifs du lapin (etude electrophysiologique). J. Physiol. (Paris) 58, 717-729
- Lieberman, A.R. (1971): The axon reaction: a review of the principal features of perikaryal responses to axon injury. Int. Rev. Neurobiol. 14, 49-124
- Lieberman, A.R. (1974): Some factors affecting retrograde neuronal responses to axonal lesions. in: Essays on the Nervous System, a festschrift for Prof. J. Z. Young, 71-105 (Bellairs, R. und Gray, E.G. ed.) Clarendon Press, Oxford
- Light, A.R. und Perl, E.R. (1979): Reexamination of the dorsal root projection to the spinal dorsal horn including observations on the differential termination of coarse and fine fibers. J. Comp. Neurol. 186, 117-132
- Luiten, P.G.M. (1975a): The central projections of the trigeminal, facial and anterior lateral line nerves in the carp (Cyprinus carpio L.). J. Comp. Neurol. 160, 399-418

- Luiten, P.G.M. (1975b): The horseradish peroxidase technique applied to the teleostean nervous system. *Brain Res.* 89, 181-186
- Luiten, P.G.M. (1976): A somatotopic and functional representation of the respiratory muscles in the trigeminal and facial motor nuclei of the carp (*Cyprinus carpio* L.). *J. Comp. Neurol.* 166, 191-200
- Luiten, P.G.M. (1981): Afferent and efferent connections of the optic tectum in the carp (*Cyprinus carpio* L.) *Brain Res.* 220, 51-65
- Luiten, P.G.M. und van der Pers, J.N.C. (1977): The connections of the trigeminal and facial motor nuclei in the brain of the carp (*Cyprinus carpio* L.) as revealed by anterograde and retrograde transport of horseradish peroxidase. *J. Comp. Neurol.* 174, 575-590
- Lund, J.S., Lund, R.D., Hendrickson, A.E., Bunt, A.H. und Fuchs, A.F. (1975): The origin of efferent pathways from the primary visual cortex area 17 of the Macaque monkey as shown by retrograde transport of horseradish peroxidase. *J. Comp. Neurol.* 164, 287-304
- Malmgren, L.T. und Olsson, Y. (1979): Early influx of horseradish peroxidase into axons of the hypoglossal nerve during Wallerian degeneration. *Neurosci. Lett.* 13, 13-18
- Mancia, M., Green, J.D. und Baumgarten, R. von. (1962): Reticular control of single neurons in the olfactory bulb. *Arch. ital. Biol.* 100, 463-475
- Mesulam, M.-M. (1978): Tetramethyl benzidine for horseradish peroxidase neurohistochemistry: a non-carcinogenic blue reaction-product with superior sensitivity for visualizing neural afferents and efferents. *J. Histochem. Cytochem.* 26, 106-117
- Mesulam, M.-M. (1982): Principles of horseradish peroxidase neurohistochemistry and their applications for tracing neural pathways - axonal transport, enzyme histochemistry and light microscopic analysis. in: *Tracing Neural Connections with Horseradish Peroxidase*, 1-151 (Mesulam, M.-M. ed.) John Wiley and Sons, Sussex
- Mesulam, M.-M. und Brushart, T.M. (1979): Transganglionic and anterograde transport of horseradish peroxidase across dorsal root ganglia: a tetramethyl benzidine method for tracing central sensory connections of muscles and peripheral nerves.

Neurosci. Lett. 4, 1107-1117

- Mesulam, M.-M. und Mufson, E.J. (1980): The rapid anterograde transport of horseradish peroxidase. *Neurosci.* 5, 1277-1286
- Miller, R.N. (1940): The telencephalic zonal system of the teleost *Corydora palliatus*. *J. Comp. Neurol.* 72, 149-176
- Morgan, G.C.Jr. (1975): The telencephalon of the sea catfish *Galeichthys felis*. *J. Hirnforsch.* 16, 131-150
- Mori, K. und Takagi, S.F. (1978): Activation and inhibition of olfactory bulb neurons by anterior commissure volleys in the rabbit. *J. Physiol. (London)* 279, 589-604
- Mori, K., Kogure, S. und Takagi, S.F. (1977): Alternating responses of olfactory bulb neurons to repetitive lateral olfactory tract stimulation. *Brain Res.* 133, 150-155
- Mori, K., Sato, M. und Takagi, S.F. (1979): Axonal projection of anterior olfactory nuclear neurons to the olfactory bulb bilaterally. *Exp. Neurol.* 64, 295-305
- Moulton, D.G. (1967): Spatial-temporal pattern of response in the olfactory system. in: *Olfaction and Taste II*, 109-116 (Hayashi, T. ed.) Pergamon Press, Oxford
- Moulton, D.G. (1976): Spatial patterning of response to odors in the peripheral olfactory system. *Physiol. Rev.* 56, 578-593
- Mozell, M.M. und Pfaffmann, C. (1954): The afferent neural process in odor perception. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 58, 96-108
- Mozell, M.M. (1964): Olfactory discrimination: electrophysiological spatiotemporal basis. *Science* 143, 1336-1337
- Mustaparta, H. (1971): Spatial distribution of receptor-responses to stimulation with different odours. *Acta physiol. scand.* 82, 154-166
- Nauta, W.J.H. und Karten, H.J. (1970): A general profile of the vertebrate brain, with sidelights on the ancestry of cerebral cortex. in: *The Neurosciences Second Study Program*, 7-25 (Schmitt, F.O. ed.) The Rockefeller University Press, New York
- Neuhuber, W. und Niederle, B. (1980): Differential labeling by HRP of small and large spinal neurons of rats. *Neurosci. Lett.* 20, 131-134

- Nieuwenhuys, R. (1962): Trends in the evolution of the actinopterygian forebrain. *J. Morph.* 111, 69-88
- Nieuwenhuys, R. (1963): The comparative anatomy of the actinopterygian forebrain. *J. Hirnforsch.* 6, 171-192
- Nieuwenhuys, R. (1967): Comparative anatomy of olfactory centres and tracts. *Progr. Brain Res.* 23, 1-64
- Northcutt, R.G. und Braford, M.R. Jr. (1980): New observations on the organization and evolution of the telencephalon of actinopterygian fishes. in: *Comparative Neurology of the Telencephalon*, 41-98 (Ebbesson, S.O.E. ed.) Plenum Press, New York
- Oka, Y. (1980): The origin of the centrifugal fibers to the olfactory bulb in the goldfish, *Carassius auratus*: An experimental study using the fluorescent dye primuline as a retrograde tracer. *Brain Res.* 185, 215-225
- Oka, Y. (1983): Golgi, electron-microscopic and combined Golgi-electron-microscopic studies of the mitral cells in the goldfish olfactory bulb. *Neurosci.* 8, 723-742
- Oka, Y., Ichikawa, M. und Ueda, K. (1982): Synaptic organization of the olfactory bulb and central projection of the olfactory tract. In: *Developments in aquaculture and fisheries science*, Vol.8. *Chemoreception in fishes*, 61-75 (Hara, T.J. ed.) Elsevier, Amsterdam Oxford New York
- Oldfield, B.J. und McLachlan, E.M. (1977): Uptake and retrograde transport of HRP by axons intact and damaged peripheral nerve trunks. *Neurosci. Lett.* 6, 135-141
- Oppenheim, R.W. und Heaton, M.B. (1975): The retrograde transport of horseradish peroxidase from the developing hind limb of the chick embryo. *Brain Res.* 98, 291-302
- Osborn, H.F. (1887): The origin of the corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the vertebrata. *Morph. Jb.* 12: 223-251
- Page, C.H. (1970): Electrophysiological study of auditory responses in the goldfish brain. *J. neurophysiol.* 33, 116-128
- Parent, A. (1976): Striatal afferent connections in the turtle

- (*Chrysemys picta*) as revealed by retrograde axonal transport of horseradish peroxidase. *Brain Res.* 108, 25-36
- Parker, G.H. (1910): The olfactory reactions in fishes. *J. Exp. Zool.* 8, 535-542
- Partridge, B.L., Liley, N.R. und Stacey, N.E. (1976): The role of pheromones in the sexual behavior of the goldfish. *Anim. Behav.* 24, 291-299
- Peter, R.E. und Gill, V.E. (1975): A stereotaxic atlas and technique for forebrain nuclei of the goldfish, *Carassius auratus*. *J. Comp. Neurol.* 159, 69-101
- Peyrichoux, J., Weidner, C., Repérant, J. und Miceli, D. (1977): An experimental study of the visual system of cyprinid fish using the HRP method. *Brain Res.* 130, 531-537
- Pfeiffer, W. (1963): The fright reaction in North American fish. *Can. J. Zool.* 41, 69-77
- Pinching, A.J. und Döving, K.B. (1974): Selective degeneration in the rat olfactory bulb following exposure to different odours. *Brain Res.* 82, 195-204
- Pipping, M. (1926): Der Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters. *Soc. Sci. Fennica Commentationes Biol.* II, 4, 1-28
- Pipping, M. (1927): Ergänzende Beobachtungen über den Geruchssinn der Fische mit besonderer Berücksichtigung seiner Bedeutung für das Aufsuchen des Futters. *Soc. Sci. Fennica Commentationes Biol.* II, 10, 1-10
- Powers, E.B. und Clark, R.T. (1943): Further evidence of chemical factors affecting the migratory movements of fishes especially the salmon. *Ecology* 24, 109-113
- Price, P. und Fisher, A.W.F. (1978): Electron microscopical study of retrograde axonal transport of HRP in the supra-optico-hypophysial tract in the rat. *J. Anat.* 125, 137-147
- Proshansky, E. und Egger, M.D. (1977): Staining of the dorsal root projection to the cat's dorsal horn by anterograde movement of horseradish peroxidase. *Neurosci. Lett.* 5, 103-110
- Ramsay, D.A. und Hasler, A.D. (1961): Olfactory cues in migrating salmon. *Science.* 133, 56-57

- Reynolds, E.S. (1963): The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 17, 208-212
- Richardson, K.C., Janett, L. und Finke, E.H. (1960): Embedding in epoxy resin for ultrathin section in electron microscopy. *Stain Technol.* 35, 313-323
- Sakamoto, N. und Ito, H. (1982): Fiber connections of the corpus glomerulosum in a teleost, *Navodon modestus*. *J. Comp. Neurol.* 205, 291-298
- Satou, M., Fujita, I., Ichikawa, M., Yamaguchi, K. und Ueda, K. (1983): Field potential and intracellular potential studies of the olfactory bulb in the carp : evidence for a functional separation of the olfactory bulb into lateral and medial subdivisions. *J. Comp. Physiol.* 152, 319-333
- Satou, M., Ichikawa, M., Ueda, K. und Takagi, S. (1979): Topographical relation between olfactory bulb and olfactory tracts in the carp. *Brain Res.* 173, 142-146
- Scalia, F. und Colman, D.R. (1974): Aspect of the central projection of the optic nerve in frog as revealed by anterograde migration of horseradish peroxidase. *Brain Res.* 79, 496-504
- Scalia, F. und Ebesson, S.O.E. (1971): The central projections of the olfactory bulb in a teleost (*Gymnothorax funebris*). *Brain Behav. Evol.* 4, 376-399
- Schnitzlein, H.N. (1964): Correlation of habit and structure in the fish brain. *Am. Zool.* 4, 21-32
- Schnitzlein, H.N. (1968): Introductory remarks on the telencephalon of fish. in: *The Central Nervous System and Fish Behavior*, 97-100 (Ingle, D. ed.) University of Chicago Press, Chicago
- Scheibel, M.E. und Scheibel, A.B. (1970): Elementary processes in selected thalamic and cortical subsystems - the structural substrates. in: *The Neurosciences Second Study Program*, 443-457 (Schmitt, F.O. ed.) The Rockefeller University Press, New York
- Scheibel, M.E. und Scheibel, A.B. (1978): The methods of Golgi. in: *Neuroanatomical Research Techniques*, 89-114 (Robertson, R.T. ed.) Academic Press, New York San Francisco London
- Schönitzer, K. und Holländer, H. (1981): Anterograde tracing of

- horseradish peroxidase (HRP) with the electron microscope using the tetramethylbenzidine reaction. *J. Neurosci. Methods* 4, 373-383
- Schroeder, D.M. (1980): The telencephalon of teleosts. in: *Comparative Neurology of the Telencephalon*, 99-115 (Ebbesson, S.O.E. ed.) Plenum Press, New York
- Schroeder, D.M. (1981): Retinal afferents and efferents of an infrared sensitive snake *Crotalus viridis*. *J. Morph.* 170, 29-42
- Schutz, F. (1956): Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion bei Fischen und deren Verbreitung. *Z. vergl. Physiol.* 38, 84-135
- Shafa, F. und Meisami, E. (1977): A horseradish peroxidase study of the origin of central projections to the rat olfactory bulb. *Brain Res.* 136, 355-359
- Sharp, F.R., Kauer, J.S. und Shepherd, G.M. (1977): Laminar analysis of 2-deoxyglucose uptake in olfactory bulb and olfactory cortex of rabbit and rat. *J. Neurophysiol.* 40, 800-813
- Sheldon, R.E. (1912): The olfactory tracts and centers in teleosts. *J. Comp. Neurol.* 22, 177-339
- Skeen, L.C. (1977): Odor-induced patterns of deoxyglucose consumption in the olfactory bulb of the treeshrew, *Tupaia glis*. *Brain Res.* 124, 147-153
- Sofroniew, M.V. und Schrell, U. (1980): Hypothalamic neurons projecting to the rat caudal medulla oblongata, examined by immunoperoxidase staining of retrogradely transported horseradish peroxidase. *Neurosci. Lett.* 19, 257-263
- Spencer, H.J., Lynch, G. und Jones, R.K. (1978): The use of somatofugal transport of horseradish peroxidase for tract tracing and cell labeling. in: *Neuroanatomical Research Techniques*, 291-316 (Robertson, R.T. ed.) Academic Press, New York San Francisco London
- Stacey, N.E. und Kyle, A. (1983): Effects of olfactory tract lesions on sexual and feeding behavior in the goldfish. *Physiol. Behav.* 30, 621-628
- Stewart, W.B., Kauer, J.S. und Shepherd, G.M. (1979): Functional organization of rat olfactory bulb analysed by the 2-deoxyglucose method. *J. Comp. Neurol.* 185, 715-734

- Streit, P. und Reubi, J.C. (1977): A new and sensitive staining method for axonally transported horseradish peroxidase (HRP) in the pigeon visual system. *Brain Res.* 126, 530-537
- Tavolga, W.N. (1956): Visual, chemical and sound stimuli as cues in the sex discriminatory behavior of the gobiid fish *Bathygobius soporator*. *Zoologica* 41, 49-65
- Thies, M. und Rahmann, H. (1976): Untersuchungen zum Verlauf der Projektionsbahnen im olfaktorischen System der Teleostee sowie zum transneuronalen Transport von ³H-Histidin-markierten Verbindungen. *Zool. Jb. Physiol.* 80, 113-130
- Thommesen, G. (1976): Spatial differences in specificity of trout (*Salmo trutta* L.) olfactory bulb. *Acta physiol. scand.* 96, 6A-7A
- Thommesen, G. (1978): The spatial distribution of odour induced potentials in the olfactory bulb of char and trout (Salmonidae). *Acta physiol. scand.* 102, 205-217
- Thommesen, G. und Döving, K.B. (1977): Spatial distribution of the EOG in the rat; a variation with odour quality. *Acta physiol. scand.* 99, 270-280
- Timms, A.M. (1975): Intraspecific communication in goldfish. *J. Fish. Biol.* 7, 377-389
- Todd, J.H., Atema, J. und Bardach, J.E. (1967): Chemical communication in social behavior of a fish, the yellow bullhead (*Ictalurus natalis*). *Science* 158, 672-673
- Turowski, A. und Danner, H. (1977): Zur Morphologie des Telencephalons von *Salmo irideus* (Teleostei) Golgi-Imprägnationsstudie. *J. Hirnforsch.* 18, 37-51
- Vanegas, H., Holländer, H. und Distel, H. (1978): Early stages of uptake and transport of horseradish-peroxidase by cortical structures, and its use for the study of local neurons and their processes. *J. Comp. Neurol.* 177, 193-212
- Walker, T.J. und Hasler, A.D. (1949): Detection and discrimination of odours of aquatic plants by the bluntnose minnow *Hyborhynchus notatus*. *Physiol. Zool.* 22, 45-63
- Walsh, R.R. (1959): Olfactory bulb potentials avoked by lectrical stimulation of the contralateral bulb. *Amer. J. Physiol.* 196, 327-329

- Warr, W.B., DeOlmos, J.S. und Heimer, L. (1981): Horseradish peroxidase, the basic procedure. in: *Neuroanatomical Tract-Tracing Methods*, 207-262 (Heimer, L. und RoBards, M.J. ed.) Plenum, New York London
- Wässle, H. und Hausen, K. (1981): Extracellular marking and retrograde labelling of neurons. in: *Techniques in Neuroanatomical Research*, 317-338 (Heym, C. und Forssmann, W.-G. ed.) Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York
- West, J.R. und Black, A.C. (1979): Enhancing the anterograde movement of HRP to label sparse neuronal projections. *Neurosci. Lett.* 12, 35-40
- Westerman, R.A. und Wilson, J.A.F. (1968): The fine structure of the olfactory tract in the teleost *Carassius carassius* L. *Z. Zellforsch.* 186-199
- Westrum, L.E., Canfield, R.C. und O'Connor, T.A. (1980): Projections from dental structures to the brain stem trigeminal complex as shown by transganglionic transport of horseradish peroxidase. *Neurosci. Lett.* 20, 31-36
- Wieser, G. (1982): Chronische Ableitung von induced waves und Einzelzellaktivität vom Bulbus olfactorius des Zwergwelses *Ictalurus nebulosus* bei Reizung mit Aminosäuren und pheromonhaltigem Duftwasser von Artgenossen. Diss. Univ. München
- Wieser, R. (1979): Neurophysiologische und histologische Untersuchungen an Bulbus und Tractus olfactorius des Zwergwelses *Ictalurus nebulosus* unter Einsatz von elektrischen Reizen und pheromonhaltigem Duftwasser von Artgenossen. Diss. Univ. München
- Wisby, W.J. und Hasler, A.D. (1954): Effect of olfactory occlusion on migration of silver salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 11, 472-478
- Wrede, W.L. (1932): Versuche über den Artduft der Elritzen. *Z. vergl. Physiol.* 17, 510-519
- Wunder, W. (1927): Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. *Z. vergl. Physiol.* 6, 67-68
- Yamamoto, C. und Iwama, K. (1960a): Central nervous regulation of electrical activity of the olfactory bulb in rabbits. *Proc. Jap. Acad.* 36, 295-298

- . Yamamoto, C. und Iwama, K. (1960b): Electrical activity of the olfactory bulb modified by hypothalamus and reticular formation stimulation. *Neurologia* 2, 77-81
- Yamamoto, C. und Iwama, K. (1961): Arousal reaction of the olfactory bulb. *Jap. J. Physiol.* 11, 335-345
- Zemlan, F.P. und Pfaff, W.D. (1979): Topographical organization in medullary reticulospinal systems as demonstrated by the horseradish peroxidase technique. *Brain Res.* 174, 161-166

LEBENS LAUF

Am 21. Mai 1947 wurde ich als Sohn des damaligen Bankbeamten Wen-kin Tsai und seiner Ehefrau Huey-in Tsai, geb. Lin, in Fuzhou, China geboren.

Von 1953 bis 1958 besuchte ich die Volksschule Hsin-An in Taipei, Taiwan, Republik China, von 1959 bis 1965 das experimentelle Gymnasium der Pädagogischen Universität der Provinz Taiwan in Taipei. Dort legte ich im Juni 1965 das Abitur ab. Von 1966 bis 1969 studierte ich Biologie an der zoologischen Abteilung der National-Taiwan-Universität in Taipei, und schloß mit dem "Bachelor Degree of Natural Science" ab. 1970 leistete ich meinen Militärdienst in der chinesischen Marine als zweiter Leutnant. Von 1971 bis 1974 studierte ich Physiologie an dem physiologischen Institut der National-Taiwan-Universität und schloß mit dem "Master Degrée of Natural Science" ab. Im Wintersemester 1974/1975 war ich als wissenschaftlicher Assistent an der physiologischen Abteilung der National-Taiwan-Universität tätig.

Im Frühling 1976 begann ich mit meinem Promotionsstudium unter der Betreuung und Anleitung von Herrn Prof. Dr. Bruckmoser am zoologischen Institut der Universität München. Von Juni 1979 bis Juni 1980 war ich als Verwalter einer wissenschaftlichen Assistentenstelle am zoologischen Institut der Universität München tätig. Im September 1980 heiratete ich. Im September 1983 wurde meine Tochter Shin-yi geboren.

